

**ÉTUDE PAR ACOUSTIQUE LARGE  
BANDE DE LA COMPOSITION ET  
DE LA DISTRIBUTION SPATIALE  
DE COUCHES DIFFUSANTES  
DENSES DANS LE GOLFE DE  
GASCOGNE**

2015/2019

**THÈSE DE DOCTORAT  
ARTHUR BLANLUET**

**Sous la direction de  
Pierre PETIGAS, Mathieu DORAY et Laurent BERGER**





# THESE DE DOCTORAT DE

L'AGROCAMPUS OUEST  
COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 598

*Sciences de la Mer et du littoral*

Spécialité : « *Observation de l'Environnement marin et Traitement de l'Information* »

Par

**Arthur BLANLUET**

## Étude par acoustique large bande de la composition et de la distribution spatiale de couches diffusantes denses dans le golfe de Gascogne

Thèse présentée et soutenue à Nantes le 15 avril 2019

Unité de recherche : Ecologie et Modèle pour l'Halieutiques (EMH), IFREMER Centre Atlantique

Thèse N°: H-110 \_ 2019-10

### Rapporteurs avant soutenance : Composition du Jury :

**Stéphane GAUTHIER** Chercheur scientifique, Pêches et Océans  
Canada (MPO)

**Lars STEMMANN** Professeur à l'Université Paris-Sorbonne

**Didier GASCUEL** Professeur à Agrocampus-Ouest

Président

**Stéphane GAUTHIER** Chercheur scientifique, Pêches et Océans  
Canada (MPO)

**Lars STEMMANN** Professeur à l'Université Paris-Sorbonne

**Anne LEBOURGES-DHAUSSY** Ingénieur de Recherches IRD

**Jean GUILLARD** Ingénieur de Recherches INRA

**Pierre PETITGAS** Cadre de Recherche IFREMER

Directeur de thèse

#### Invités

**Mathieu DORAY** Cadre de Recherche IFREMER

Co-directeur de thèse

**Laurent BERGER** Ingénieur de Recherches IFREMER

Co-directeur de thèse



---

*À Paul qui part,  
À Léonie qui arrive*

---

---

## Remerciements

Dans un premier temps, je voudrais remercier l'**IFREMER** et la **région Loire-Atlantique** pour avoir financé cette thèse. Je voudrais également remercier **SIMRAD** pour nous avoir prêté les sondeurs EK80, les principaux outils de cette thèse.

Je voudrais ensuite remercier chaleureusement mon triptyque de directeurs de thèse, pour m'avoir permis de mener à bien cette thèse, et m'avoir conduit là où je suis actuellement.

**Pierre**, merci d'avoir cru en moi en me confiant cette thèse, malgré les nombreux obstacles et faux pas lors de ma candidature. Merci pour ton éternel optimisme, ton enthousiasme, ton humanité, ton humour et ton sourire généreux; mais aussi pour ta curiosité et tes questionnements inattendus, qui faisaient que j'avais généralement plus de questions en tête en sortant de ton bureau qu'en y rentrant, mais des questions plus profondes, pertinentes et intéressantes. Merci, de plus, pour m'avoir permis de participer à 3 reprises au WGFASST (avec trois sources de financement différentes), et ainsi de présenter mes travaux et me faire connaître de la communauté acoustique.

**Mathieu**, merci d'avoir "designé" cette thèse et d'avoir porté une bonne partie de son encadrement au jour le jour sur tes épaules. Merci pour ta porte toujours ouverte pour toute question, même les plus ... disons originales. Merci d'avoir canalisé mon enthousiasme, parfois un peu débordant, et pour ta patience quant à mes difficultés d'expression écrite. Merci de m'avoir transmis ton amour du travail en mer, que ce soit sur ton navire amiral, la **Thalassa**, comme sur la **Thalia**.

**Laurent**, malgré les 300 km séparant Nantes de Brest je pense que tu es l'encadrant avec lequel j'ai le plus échangé, par mail comme par téléphone. Il fallait bien ça pour faire comprendre à un néophyte comme moi les subtilités de l'hydroacoustique et la complexité d'un outil tel qu'un sondeur large bande. Tu as réussi avec brio à faire de moi un acousticien confirmé (enfin j'espère) et pour ça je ne t'en remercierai jamais assez. Merci pour ta patience, ta disponibilité, ta gentillesse et ton amour des choses bien faites; il était très plaisant de discuter et de réfléchir avec toi. Si Pierre et Mathieu ont permis que cette thèse se fasse administrativement et scientifiquement, tu as permis que cette thèse se fasse dans la pratique, dans la mesure où ce merveilleux outil qu'est l'EK80 n'aurait pas fonctionné sans ton expertise.

À côté de mes encadrants "officiels", je voudrais aussi à remercier mes encadrants "officieux" :

**Naig** pour son boulot monstrueux pour faire marcher l'EK80, pour l'énergie importante dépensée pour m'aider à comprendre des concepts clef d'acoustique (la compression d'impulsion, la différence entre résolution spatiale et temporelle...) et pour son service après-vente compétent (en partenariat avec Laurent) sur le traitement et la calibra-

---

tion de mes données.

**JB**, la caution biologique de la thèse, qui as eu la difficile tâche de m’initier aux arcanes du plancton et de son traitement par imagerie. Merci pour tes conseils pertinents (que j’aurais pu/dû suivre un peu plus!), ta vision rafraîchissante sur mon travail et ton sens de la fête (notamment une soirée de fin de campagne particulièrement brumeuse...).

**Anne**, qui a cumulé une position dans mon comité et mon jury de thèse. Merci pour ta disponibilité et ta patience pour répondre à mes nombreuses questions. Merci pour avoir développé/rassemblé et m’avoir fourni une librairie complète d’algorithmes d’inversion et de modèles acoustiques, qui ont été indispensables à mon travail. Merci pour nos échanges passionnants sur l’acoustique, l’écologie marine, mais aussi la recherche en général. Merci infiniment d’avoir pu participer à mon jury de thèse malgré les nombreuses embûches, techniques ou autres, ainsi que pour tes corrections détaillées de mon manuscrit. Bon rétablissement!

Je tiens à remercier le reste des membres de mon comité de thèse, pour leurs conseils bienveillants et éclairés : **Yannick** pour avoir accepté d’être mon tuteur de thèse alors que je recevais refus sur refus, et pour ton aide précieuse lors du changement d’école doctorale. **Martin** pour son humour et sa bonne humeur, notamment sur la Thalassa. **Rudy** for his patient with my English sometimes hesitant, and for his pertinent comments on my work, especially on the uncertainty parameter analysis.

Je remercie également mes rapporteurs, **Stéphane** et **Lars** ainsi que le reste de mon jury de thèse, composé de **Didier**, **Anne** et **Jean** pour avoir accepté d’évaluer mon travail, pour avoir participer a ma soutenance et pour leurs questions pertinentes et intéressantes.

Pour avoir rythmé ma thèse au long de ses pauses café, pour avoir, par son effervescence, constituée une bonne partie de ma vie sociale le long de ses 3,5 ans, merci **EMH**, et ton équipe dynamique et bigarrée!

De mon point de vue, l’arrête dorsale de cette unité reste les doctorants/stagiaires/post-doc, que je veux remercier en priorité, et notamment ceux qui ont partagé mon bureau : Avec en star, **Flo**, qui aurait pu être considérée comme coauteur de cette thèse si c’était possible, tellement elle a relu/commenté/corrigé mes chapitres/articles/diapo/posters/mails et j’en passe<sup>1</sup>. Merci pour avoir partagé ma vie pendant ces 3,5 ans (enfin juste au travail **Ambroise**, ne t’affole pas!), pour ses fous rires, pour ce soutien réciproque aux moments les plus durs, pour cette gestion de la bande-son (Rammstein, Ich Will!) et pour les nombreux jeux de société/JdR qui ont rythmé nos soirées et week-end (Beyond the montaign of Madness...).

---

1. Ma première de couverture est fortement inspiré de celle de sa thèse, aller lire c’est bien

---

Bon maintenant les autres thésards du bureau vont être jaloux... Merci **Audric** pour à peu près les mêmes raisons que **Florianne**, incluant la longue crinière blonde et l'amour des licornes (en tout bien tout honneur). Merci **Nans**, pour encore à peu près les mêmes choses, incluant aussi une crinière tout aussi longue et encore des poneys... Bon courage pour la suite! Merci **Louise, Erwan, Fab** pour les discussions sérieuses ou non, les gossip (la mystérieuse affaire des toilettes féminines...) et les blagounettes qui ont fait de notre bureau un lieu dans lequel j'étais heureux de rentrer chaque matin.

En dehors de notre sacro-saint bureau (RIP), je voudrais aussi remercier **Pierre Glo**<sup>2</sup> pour avoir été un peu comme un mentor (la recherche c'est avant tout raconter une belle histoire). Merci à **Barbara** pour m'avoir pavé la voie. Merci à **Alexandre** et **Benjamin** pour les séances de chasse sous-marine, **Pierre Issac** pour les quiz<sup>3</sup>, mais aussi, en partenariat avec **Mathieu**, pour les mots croisés. Merci à **Lucas** pour ces moments mémorables, notamment un lundi soir de juin à Vannes... Merci à **Adrien, Solène, Sophie, Andy, Andréa, Pierre Calvy, Marta, Roccio, Aurélie, Emmanuelle, Alexander...** Et j'espère ne pas en avoir oublié.

Chaque printemps, la migration annuelle des stagiaires fait ressembler l'habituel "calme" EMH (humhum) à une fourmilière (rien n'a voir avec la taille moyenne du stagiaire, même si certains pourrais ce sentir visés). Merci à **Tim** et **Marine** pour ce dernier été de thèse peut être un poil moins productif... C'était cool! Merci à **Pauline, Edwin** et **Camille** pour avoir fait semblant que j'étais clair dans mes explications. Merci à **Robin, Louise, Zoé, Zhor, Angéline, Charles, Louis, Laure, Enora, Camille, Raphaël, Mathias, Louise...** pour avoir apporté de la vie dans ce labo (et en dehors).

Bon il paraît qu'il n'y a pas que des stagiaires et des doctorants à EMH... Merci **Olivier**, pour son humour... ravageur? Pour son animation des pauses café, ton aide en code et l'organisation technique de ma soutenance (tout était au poil). Merci **Camille** pour nos nombreuses discussions scientifiques ou non, et pour ta vision unique sur le monde de la recherche. Merci **Vincent** pour ton entrain à faire vivre le labo (le poker était une idée de génie!), pour ta curiosité et ton humanité. Merci à toi **Jacques** pour m'avoir initié à l'acoustique et pour un pot de retraite digne de ta légende. Merci **Verena** pour tes conseils avisés sur le milieu de la recherche et sur le WGFASST. Merci à tout le reste de l'équipe pour votre accueil, j'ai vraiment apprécié de travaillé avec vous : merci à **Anik**, aux deux **Pascal** (Plaf et Plau sont sur un bateau, Plaf tombe à l'eau... La blague est finie), à **Anne-Sophie, Sigrid, Stéphanie, Dominique, Morgane, Youen, Paul, Isabelle, Christine, Nicolas, Marie-Joëlle, Anne** et à **Jocelyne**.

---

2. je ne suis jamais vraiment allé dans le 16<sup>ème</sup>

3. Champagne shower forever

---

Il y a du monde à Ifremer en dehors de EMH! Merci au doctorant des labos au alentour, notamment **Charlotte** et **Jérémie** pour ce soutien de tout les instants. Merci à l'équipe d'escalade, notamment à **Laetitia**, **Yoann** et **Korian** pour les pauses sportives bienvenues.

Merci à toute l'équipe **PELGAS** pour ces campagnes hautes en couleur, et pour l'aide précieuse que vous m'avez apportée pour l'acquisition de mes données. Merci à l'équipage et notamment au capitaine **Loic**, à **Maëlle** et à **Florent** pour tout ce que j'ai appris à bord. Un merci particulier à **Paul** pour son aide indispensable durant la préparation des campagnes, à **Laurence** pour m'avoir accompagné chercher des micro-larves exposées dans les déchets du chalut, et en général aux équipes de Lorient (**Erwan**, **Patrick**, **Ludo**, **Julien**, **Jean-Michel**, **Hervé**), Brest (**Martin**, **Sophie**, **Christophe**), La Rochelle (**Gislain**, **Hélène**) ou Sète/Anglet (**Tarek**, **JH**, **Ainhoa**, **Florence**) pour les rires, les découvertes et tous ces bons moments passés en mer.

Merci également à cette sympathique communauté qu'est le **WGFAST**, pour m'avoir accueilli et incorporé si facilement. Merci à **Sven** pour son amitié et ses conseils, merci à **Aurore** pour son soutien lors de nos présentations réciproques, thanks to **Chris**, **Paul**, **Toby** and **Nils** for this memorable ski session, thanks to **Martina**, **Sylvia**, **Fabio** and **Adrian** for this cool international PHOENIX survey (french wine are still the best!).

Merci à **Fabien** pour son expertise sur les siphonophores qui a permis la principale conclusion de cette thèse. Merci à **Cyril** et **Nalani** pour leurs identifications précises des larves de poissons. Merci à **Gildas** et **Jérémie** pour leurs discussions concernant les mésopélagiques et leurs échantillonnages compliqués.

Merci à toute l'équipe du pôle halieut d'ACO pour sa formation exceptionnelle qui m'a permis d'être là ou j'en suis actuellement.

Maintenant, les potes!

Merci **Pierre** pour cette amitié qui dure maintenant depuis près de 20 ans, merci pour m'avoir incorporé à ta petite famille (et permis de loger sur Nantes :-), merci pour ton soutien et ton bagou qui mon permis de découvrir tant de gens et de choses dans cette magnifique ville qu'est Nantes. Merci à **Lou** pour ton humour piquant, ta volonté, ton courage et ton soutien, tous tes sacrifices finiront par payer! Merci à toi **Nico** pour avoir organisé la migration de mes potes parisiens pour ma soutenance de thèse, tâche herculéenne que tu as menée avec brio. Bisous à ta petite famille, **Hélène** et surtout **Léonie**. Merci au reste du SPD (**Sam**, **Zach**, **Nassim**, **Axel** et **Elliott**) pour les nombreux délires et pour votre amitié sans faille. Merci à toi **Coline**, pour cette merveilleuse illustration! Merci à mes nombreux potes d'ici ou d'ailleurs pour rendre ma



---

vie plus belle : **Nolwenn, Laura, Charlie, Simon, Morane, Amélie, Mehdi, Sixtine, Pierre Blavi, Ambroise, Antoine, Morane, Jérémie, Siam, Côme, Doriane, Aline, Cecilia, Paul, Arnaud, Cervin, Elsa...**

Merci à ma famille.

D'abord à ma famille adoptive Nantaise, qui m'a si bien accueilli, et qui m'a fait sentir que j'étais chez eux bien plus que chez moi, je ne vous en remercierai jamais assez : merci **Louise, Paul** (pense à envoyer des cartes postales!) ,**Marie, Marie-Paul, Bernard, Quentin, Thibault, Laetitia, Tiffany** et **Marion** (on refait une soirée similaire dans Nantes/Paris quand vous voulez!).

Merci **Papa** et **Maman** pour à peu près tout... pour avoir fait de moi ce que je suis a présent, et pour cette bienveillance et cette volonté dont j'ai hérité, j'en suis très fière. Merci à **Christine** et **Eric** de rendre **Papa** et **Maman** heureux. Merci à mon petit frère **Raph** et ma grande soeur **Maud** pour cette complicité, qui n'était pas partie d'avance vu les bagarres d'enfance à coup de chaussette, porte ou oreilles (MAMMMANNN Arthur il a pris mes oreilles!!!). Merci à mes grands-parents, notamment à toi **Papy** qui m'as montré la beauté et la complexité de la nature très tôt, merci pour cette passion pour les insectes, qui s'est mutée petit à petit chez moi en une passion pour tous les organismes étranges (comme les siphonophores!); cette thèse est un peu la tienne. Merci **Mamie** pour être le pilier de cette famille, pour ton dévouement à tes enfants et petits-enfants, et pour les centaines/milliers de fautes que tu as traquées dans ce manuscrit (même dans les parties parlant de physique!). Merci à mes nombreux oncles/tantes/cousins/cousines, notamment à ceux qui ont fait, à ma grande surprise, le déplacement pour ma soutenance, merci à **Lauric, Enora, Arnaud, Elodie, Guillaume** et tous les autres.

Merci pour tout.

---

# Table des matières

<b>Table des matières</b>	<b>ix</b>
<b>1 Introduction et contexte</b>	<b>1</b>
1.1 Introduction à l'acoustique sous-marine . . . . .	4
1.2 Couches diffusantes . . . . .	21
1.3 Les couches diffusantes du golfe de Gascogne . . . . .	28
1.4 Objectifs . . . . .	32
<b>2 Effets de la résolution du faisceau acoustique sur la réponse d'une couche diffuse</b>	<b>33</b>
2.1 Introduction . . . . .	35
2.2 Matériels et Méthodes . . . . .	37
2.3 Résultats . . . . .	44
2.4 Discussion . . . . .	53
<b>3 Caractérisation de couches diffusantes du golfe de Gascogne par acoustique large bande, filets et vidéos</b>	<b>55</b>
3.1 Résumé de l'article : "Characterization of sound scattering layers in the Bay of Biscay using broadband acoustics, nets and video" . . . . .	57
3.2 Characterization of sound scattering layers in the Bay of Biscay using broadband acoustics, nets and video . . . . .	59
3.3 Caractérisation d'autres couches du golfe de Gascogne . . . . .	92
<b>4 Cartographie de couches diffusantes denses à large échelle</b>	<b>111</b>
4.1 Introduction . . . . .	113
4.2 Matériels et Méthodes . . . . .	115
4.3 Résultats . . . . .	122
4.4 Discussion . . . . .	139
<b>5 Conclusion et Perspectives</b>	<b>145</b>
5.1 Composition des couches diffusantes denses . . . . .	147
5.2 Perspectives . . . . .	150

---

<b>A</b>	<b>Physique de l'acoustique halieutique</b>	<b>177</b>
A.1	Propagation d'une onde sonore sous-marine . . . . .	177
A.2	Fonctionnement d'un sondeur . . . . .	179
A.3	Rétro-diffusion d'une onde acoustique . . . . .	181
A.4	Portée et précision du signal . . . . .	183
A.5	Réponse fréquentielle d'une cible . . . . .	185
A.6	Calibration . . . . .	188
A.7	Modulation d'un signal en fréquence . . . . .	188
<b>B</b>	<b>Guides pour des bonnes pratiques d'échantillonnage</b>	<b>191</b>
B.1	Échantillonnages acoustiques . . . . .	191
B.2	Échantillonnages biologiques . . . . .	192
B.3	Outils optiques/d'imageries . . . . .	192
<b>C</b>	<b>Matériels supplémentaires du chapitre 3</b>	<b>193</b>
C.1	Noise spectrum . . . . .	194
C.2	Description of used mesozooplankton and micronekton nets . . . . .	195
C.3	Images of main scatterers . . . . .	196
C.4	Hydrological context . . . . .	197
<b>D</b>	<b>Matériels supplémentaires du chapitre 4</b>	<b>199</b>
	<b>Liste des figures</b>	<b>207</b>
	<b>Liste des tableaux</b>	<b>217</b>

# Chapitre 1

## Introduction et contexte

*"Don't Panic."*

- Douglas Adams, *Hitchhiker's Guide to the Galaxy*



## Symboles et terminologies

- $a$  : Rayon d'une sphère d'un volume équivalent au volume de la cible, mesurée en mètre
- $B$  : Largeur de la bande de fréquence d'un signal, mesurée en Hz
- $c$  : Célérité, mesurée en  $m.s^{-1}$
- ESU : "Elementary Sampling Unit", unité d'échantillonnage acoustique élémentaire (distance, temps, nombre de ping...) sur laquelle sont intégrés les échos
- $f$  : Fréquence, mesurée en Hertz (Hz) ou en  $(s^{-1})$
- $I$  : Intensité acoustique, mesurée en  $W.m^{-2}$
- $I_0$  : Intensité de référence, correspondant à une pression de  $P_0 = 1\mu Pa$
- $k$  : "nombre d'onde",  $k = 2\pi * f/c$ , exprimé en  $m^{-1}$
- $N$  : Nombre de cibles
- $P$  : Instantanée de pression, mesurée en Pascal (Pa)
- $P_0$  : Voir  $I_0$
- $r_{dB}$  : Ratio de deux intensités, exprimé en dB
- $R$  : Distance au transducteur, mesurée en mètres (m)
- $s_a$  : Indice de réflexion surfacique (intégrale de l'indice de réverbération volumique suivant la profondeur), mesuré en  $m^2.m^{-2}$
- $s_A$  : Expression du  $s_a$  pour un ESU d'un mille nautique carré (ou NASC : "Nautical Area Scattering Coefficient") en  $m^2.mn^{-2}$
- $s_v$  : Indice de réflexion volumique ("volume backscattering coefficient"), en  $m^2.m^{-3}$
- $S_v$  : "Volume backscattering strength", mesure logarithme du  $s_v$ , en dB re  $1m^2.m^{-3}$
- $S$  : Salinité du milieu en  $g.kg^{-1}$
- SNR : "Signal-to-noise ratio", ratio signal-bruit
- $t$  : Durée entre l'émission et la réception de l'écho, mesurée en secondes (s)
- $T$  : Période de l'onde, mesurée en secondes (s)
- $T^\circ$  : Température de l'eau, en  $^\circ C$
- TS : "Target Strength", mesure logarithme du  $\sigma_{bs}$ , en dB re  $1m^2$
- $V_0$  : Volume d'échantillonnage, mesuré en  $m^3$
- $z$  : Profondeur, mesurée en mètre
- $Z$  : Impédance acoustique du milieu
- $\lambda$  : Longueur d'onde, mesurée en mètres (m)
- $\tau$  : Durée d'impulsion du sondeur
- $\Psi$  : Angle d'ouverture du transducteur (angle solide)
- $\rho$  : Masse volumique, mesurée en  $kg.m^{-3}$  (appelé densité par abus de langage)
- $\sigma_{bs}$  : Surface réfléchissante équivalente ("backscattering cross section"), mesurée en  $m^2$

## 1.1 Introduction à l'acoustique sous-marine

### 1.1.1 Acoustique sous-marine

La surface de la planète Mars est mieux connue que nos océans, pourtant infiniment plus proches (Copley, 2014). Ce paradoxe est notamment dû à la difficulté d'explorer les océans. Ainsi la majorité des méthodes d'observations, que ce soit par scaphandriers, robots ou engins de pêche, sont limitées à des zones réduites, ne permettant pas d'obtenir une réelle vision d'ensemble. Les ondes électromagnétiques (dont la lumière visible), si efficaces pour explorer l'univers, sont absorbées en quelques dizaines de mètres par l'eau de mer, limitant grandement les observations à distance (Lurton, 2001).

À la différence des ondes électromagnétiques, les ondes sonores se propagent très facilement dans le milieu marin, près de 5 fois plus vite que dans l'atmosphère ( $1500 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  par opposition à  $330 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Elles peuvent atteindre des niveaux d'énergie beaucoup plus élevés, avec une atténuation bien moindre et ont donc une portée bien supérieure que dans l'air.

Pour de nombreux organismes aquatiques (principalement les mammifères marins), les ondes sonores sont un moyen privilégié de communication, d'exploration de l'environnement, de localisation de proies, voire une arme de chasse (comme chez les crevettes pistolets).

### 1.1.2 Acoustique active

Les ondes sonores sont un moyen d'échantillonnage classique en océanographie, dans des domaines aussi variés que la géologie, l'océanographie physique ou la biologie (Lurton, 2010). Les outils "acoustiques" permettent un échantillonnage continu, rapide, sur de vastes zones géographiques, avec une bonne résolution spatiale et généralement sans perturber ni le milieu ni les organismes. C'est ainsi devenu un outil précieux de l'étude du milieu pélagique (Simmonds and MacLennan, 2005; Trenkel et al., 2011).

Dans cette thèse, nous nous intéressons à des moyens acoustiques dits "actifs", appliqués à l'écologie et à l'halieutique. Les systèmes acoustiques actifs émettent une onde sonore aux propriétés connues dans l'eau et analysent les signaux réfléchis, par opposition aux outils d'acoustique passive (comme les hydrophones) qui reçoivent les sons émis "naturellement" dans le milieu, par exemple par des mammifères marins ou des phénomènes physiques naturels ou artificiels (séisme, passage d'un sous-marin...).



De nombreux outils actifs sont disponibles en halieutique. Dans cette thèse, nous travaillons avec des échosondeurs : des dispositifs actifs généralement orientés vers le fond, caractérisés par un faisceau acoustique fin pour obtenir une bonne résolution dans une grande gamme de fréquence.

### 1.1.3 Notions d'acoustique sous-marine

Dans cette partie, quelques notions d'acoustique sous-marine indispensables à la bonne compréhension de cette thèse sont détaillées, une revue plus complète est disponible dans l'annexe [A](#).

#### Onde acoustique

Une onde acoustique est définie comme la propagation d'une succession de compression et d'expansion des particules du milieu. Elle est caractérisée dans un milieu donné par sa durée ( $\tau$ , en  $s$ ), sa fréquence ( $f$ , en Hertz), sa longueur d'onde ( $\lambda$ , en  $m$ ), son intensité ( $I$ , en  $W.m^{-2}$ ), sa célérité ( $c$ , en  $m.s^{-1}$ ) et sa directivité. La célérité de l'onde permet de faire le lien entre la fréquence et la longueur d'onde dans un milieu donné :

$$c = \lambda * f \quad (1.1)$$

Le milieu de propagation de l'onde influence celle-ci par son impédance ( $Z$ ), qui peut être décrite comme la "résistance" du milieu au passage de l'onde. Dans le cas d'une onde plane (c'est-à-dire à grande distance de la source d'émission), on peut exprimer l'impédance comme :

$$Z = \rho * c \quad (1.2)$$

Avec  $\rho$  la masse volumique du milieu traversé en  $g.m^{-3}$ .

Toute variation d'impédance dans le milieu va renvoyer une part de l'onde incidente, que l'on nomme onde rétro-diffusée ou *écho*. On appelle *cible* (ou réflecteur) tout objet présentant un contraste d'impédance avec le milieu environnant.

### Fonctionnement d'un sondeur

Un sondeur fonctionne en émettant une courte impulsion sonore (d'une durée  $\tau$ ) par l'intermédiaire d'un transducteur, celui-ci faisant l'interface entre le sondeur et le milieu. L'écho de cette impulsion par une ou plusieurs cibles est ensuite réceptionné ici par ce même transducteur. L'ensemble onde émise/onde reçue est appelé "ping". Le temps écoulé entre l'émission du ping et la réception de l'écho d'une cible par le sondeur permet d'obtenir la distance de la cible au transducteur (R) selon la formule :

$$R = c * t / 2 \quad (1.3)$$

Avec  $t$  la durée entre l'émission et la réception de l'écho, en secondes.

Les sondeurs mesurent le ratio entre l'intensité émise (transmise par le transducteur,  $I_1$ ) et celle reçue ( $I_2$ ). L'intensité de l'écho  $I_2$  va renseigner sur la réflectivité de la ou des cibles rencontrées.

### Rétro-diffusion d'une onde acoustique

Dans un cas idéal, en l'absence de perte de propagation, la réponse d'une cible unique est exprimée en termes de surface réfléchissante équivalente ("backscattering cross section"  $\sigma_{bs}$ , en  $m^2$ ).

$$\sigma_{bs} = I_2 / I_1 \quad (1.4)$$

La réponse acoustique d'une cible est généralement exprimée en échelle logarithmique, on parle ainsi d'indice de cible ou plutôt de *Target Strength* (TS), mesuré en dB :

$$TS = 10 * \log_{10}(\sigma_{bs}) \quad (1.5)$$

Généralement, les cibles ne sont pas échantillonnées individuellement : deux cibles situées dans le même **volume de confusion** (ou volume échantillonné)  $V_0$  ne sont pas distinguables. Ce volume est défini par :

$$V_0 = c * \tau * \Psi * R^2 / 2 \quad (1.6)$$

Avec  $\Psi$  l'angle solide d'ouverture du faisceau.

Le faisceau du sondeur s'évasant en cône en s'éloignant du transducteur, plus l'on s'éloigne du transducteur, plus le volume échantillonné grandit et englobe un nombre croissant de cibles.

L'énergie acoustique reçue par un sondeur est ainsi souvent interprétée comme la rétro-diffusion de l'ensemble des cibles présentes dans ce volume. La réponse acoustique d'un volume donné est exprimée en termes d'indice de réflexion volumique ("volume backscattering coefficient",  $s_v$ ). Le  $s_v$  s'exprime comme étant la somme des  $\sigma_{bs}$  de toutes les cibles présentes dans le volume  $V_0$  (Maclennan et al., 2002).

$$s_v = \Sigma(\sigma_{bs})/V_0 \quad (1.7)$$

Le  $s_v$  s'exprime majoritairement sous forme de son équivalent en échelle logarithme, le  $S_v$ , mesuré en  $dB \text{ re } 1m^{-1}$  :

$$S_v = 10 * \log_{10}(s_v) \quad (1.8)$$

Les données acoustiques sont classiquement représentées sous la forme d'un échogramme (Figure 1.1). Celui-ci correspond à la représentation graphique des  $S_v$  rétrodiffusés (compensés des pertes de propagation) en fonction de la distance au transducteur, avec en ordonnées la distance au transducteur et en abscisse l'écoulement du temps, dans le cas d'une station fixe, ou une distance, dans le cas d'un bateau en mouvement. L'intensité de chaque écho est représentée à travers une palette de couleurs, allant ici du rouge (écho fort) au bleu (écho faible).

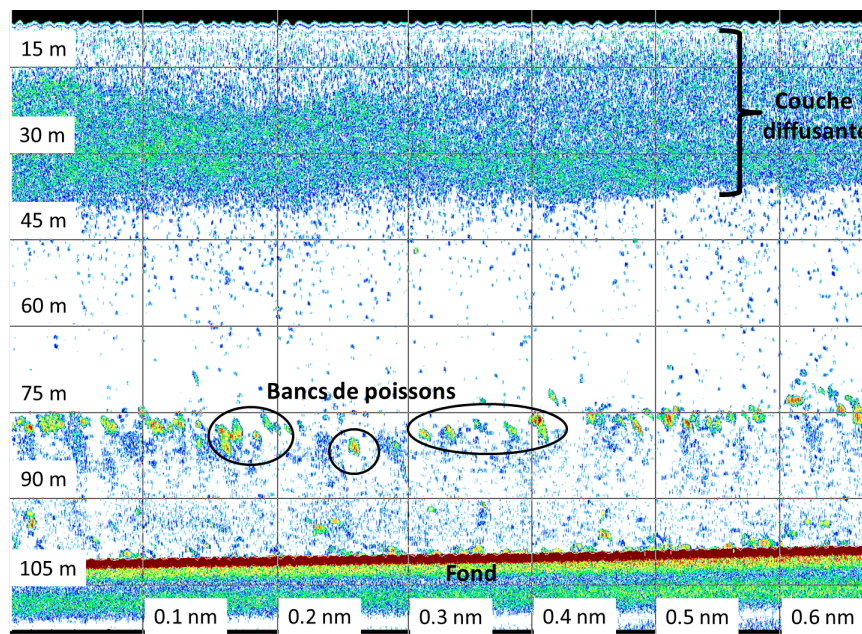


FIGURE 1.1 – Échogramme à 70kHz représentant la colonne d'eau, chaque pixel de l'image correspondant à un échantillon acoustique. Le fond est représenté par la ligne rouge sombre en bas de la Figure. Une couche diffusante est présente dans le haut de la Figure, des bancs de poissons, de densité variable (allant de bleu à rouge) sont observables dans la colonne d'eau. (PELGAS 2017)

### Rétro-diffusion d'une cible

La rétro-diffusion d'une onde par une cible donnée dépend principalement de sa taille  $L$ , de la longueur d'onde  $\lambda$  et de la fréquence  $f$  de l'onde incidente. La réponse acoustique d'une cible est généralement représentée en fonction du terme  $ka$  (sans dimension) avec  $a$  le rayon d'une sphère d'un volume équivalent à celui de la cible et  $k$  le nombre d'onde :  $k = 2\pi * f/c$ .

**$L \ll \lambda$  : Régime de Rayleigh** Si la taille d'une cible est très faible par rapport à la longueur d'onde ( $L \ll \lambda$  ou  $ka \ll 1$ ), toute la cible est insonifiée avec la même pression sonore. L'onde rétro-diffusée est transmise dans toutes les directions autour de la cible (voir Figure 1.2). C'est la loi de diffusion dite de *Rayleigh*.

Dans ce régime de diffusion, l'énergie de l'écho est très dépendante de la fréquence (voir régime de Rayleigh de la Figure 1.4) et est déterminée par le volume de la cible, plutôt que sa forme.

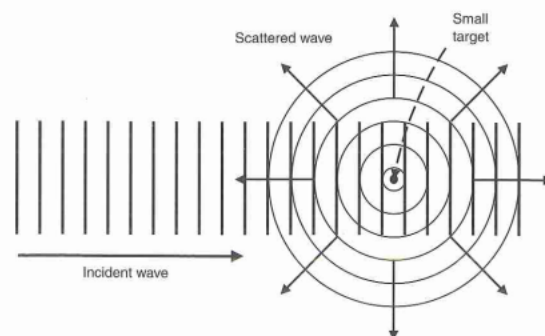


FIGURE 1.2 – Retro-diffusion d'une petite cible par rapport à la longueur d'onde, l'écho se propage dans toutes les directions autour de la cible, d'après [Simmonds and MacLennan \(2005\)](#).

**$L \gg \lambda$  : géométrique** Lorsque la cible est de taille nettement supérieure à celle de la longueur d'onde ( $L \gg \lambda$  ou  $ka \gg 1$ ), seule une portion de l'objet est insonifiée. L'onde est rétro-diffusée par la surface de la cible plutôt que par son volume. Si la surface est lisse, l'écho présente un angle de réflexion égal à l'angle d'incidence (voir Figure 1.3). L'énergie de l'écho ne dépend plus directement de la fréquence, mais de la taille et de la forme de la cible. On parle de diffusion géométrique (car elle suit les lois de l'acoustique géométrique).

En résumé, l'énergie rétro-diffusée par une cible de petite taille par rapport à la longueur d'onde augmente rapidement avec la fréquence. Pour des cibles de grandes tailles

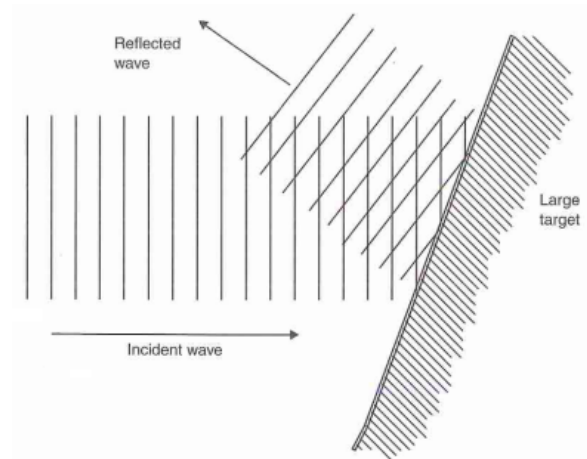


FIGURE 1.3 – Rétro-diffusion d’une grande cible par rapport à longueur d’onde, l’écho correspond à la réflexion de l’onde incidente par la surface de la cible, d’après [Simmonds and MacLennan \(2005\)](#).

par rapport à la longueur d’onde, la fréquence agit moins sur la diffusion de la cible que la morphologie ou l’orientation.

**Résonance des cibles gazeuses** Les cibles gazeuses génèrent une diffusion particulière de forte intensité à une fréquence spécifique du fait d’un phénomène de résonance. Cette résonance est située dans la partie de Rayleigh du spectre de réponse fréquentielle de la bulle, c’est-à-dire à des longueurs d’onde très grandes par rapport à la taille de la bulle (Figure 1.4). Cette résonance particulière est due à l’important contraste d’impédance entre la bulle et le milieu environnant ([Leroy, 2004](#)).

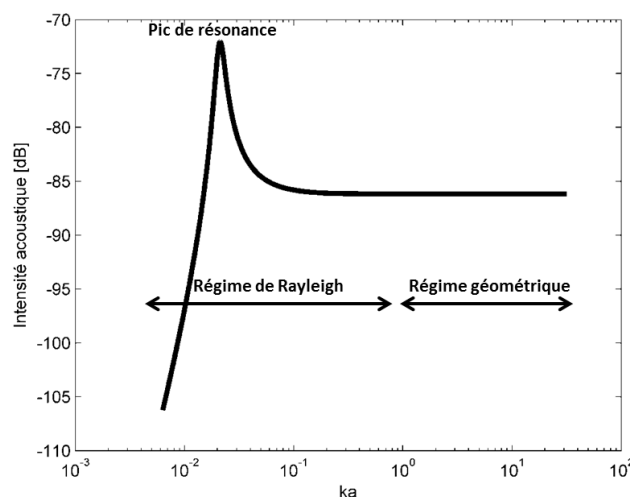


FIGURE 1.4 – "Target Strength" (TS) d’une bulle d’air de 0.6 mm de diamètre à pression ambiante en fonction de l’indice  $ka$ , avec  $a$  le rayon d’une sphère d’un volume équivalent à celui de la cible et  $k$  le nombre d’onde :  $k = 2\pi * f/c$ , d’après le modèle de bulle gazeuse décrit par [Kloser et al. \(2002\)](#)

### 1.1.4 Modèle de cible

L'étude des organismes marins par acoustique passe généralement par une représentation mathématique simplifiée de leur réponse acoustique : un modèle de rétro-diffusion. Un modèle est généralement basé sur la réponse théorique d'une forme simplifiée partageant les mêmes caractéristiques physiques que la cible modélisée (par exemple la densité ou la taille). Les premiers modèles représentaient des sphères simples (Anderson, 1950), mais de nombreux modèles ont été développés par la suite (passées en revue dans Jech et al., 2015), allant jusqu'à des modélisations 3D de la forme de l'organisme (Lavery et al., 2002).

Les modèles acoustiques les plus fréquemment utilisés en acoustique peuvent être séparés en deux types : les modèles *exacts* et les modèles *approchés* (Jech et al., 2015; Korneliussen et al., 2018). Les modèles exacts représentent la réponse acoustique théorique d'une forme géométrique régulière simple, dont l'expression mathématique est composée d'une série modale. Ces modèles sont généralement limités à certaines plages de paramètre pour assurer leurs convergences. Les modèles approchés sont des approximations de modèles exacts, simplifiant le modèle et permettant de décrire la réponse de cible présentant une géométrie ou des propriétés matérielles plus complexe, tout en facilitant la convergence. Voir Korneliussen et al. (2018) pour plus de détails sur la modélisation des cibles.

D'après (Stanton et al., 1994, 1996, 1998b), les organismes marins peuvent être séparés en trois grandes catégories de réflecteurs, en fonction de leur anatomie et de la manière dont leur écho est rétro-diffusé : (1) les organismes *Fluid-Like* (FL), (2) les organismes *Elastic-Shell* (ES), (3) les organismes *Gas Bearing* (GB). Les différents spectres de réponses théoriques pour chaque grande catégorie d'organismes sont présentés sur la Figure 1.5.

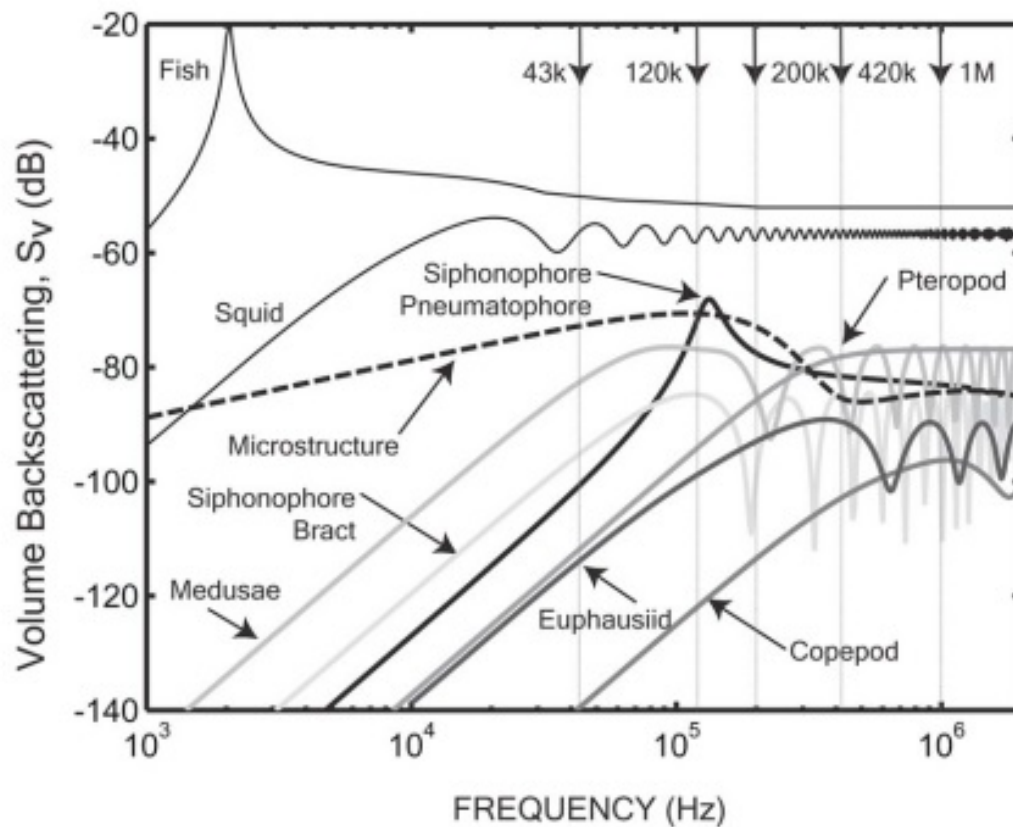


FIGURE 1.5 – Réponse acoustique théorique des grandes catégories de réflecteurs en fonction de la fréquence. Les poissons et les siphonophores porteurs de pneumatophore (inclusion gazeuse d'un siphonophore physonecte) sont des réflecteurs "Gas Bearing", les ptéropodes en réflecteurs "Elastic Shell" et les calmars, copépodes, méduses, euphausiacés et nectophores des siphonophores ("siphonophore bract", organites de propulsion des siphonophores physonectes) sont des réflecteurs "Fluid Like", d'après [Lavery et al. \(2007\)](#)

## Organismes Fluid Like (FL)

Les réflecteurs FL sont caractérisés par un corps dont les propriétés physiques sont proches de celle de l'eau. L'intégralité du corps de l'organisme est modélisée comme un réflecteur homogène réfléchissant une part faible de l'onde incidente. La grande majorité des organismes marins appartient à cette catégorie, notamment tous les crustacés (copépodes, crevettes, euphausiacés, larves de crustacés... Figure 1.6 (a) et (b)), les organismes gélatineux sans inclusion gazeuse (méduses, siphonophore calycophore, salpes... Figure 1.6 (c)) et les poissons sans vessie natatoire (maquereau, lançon... Figure 1.6 (d)).

Quel que soit le modèle, leur réponse est caractérisée par une pente forte dans le régime de Rayleigh, puis par des oscillations dans le régime géométrique (voir la réponse des différents organismes FL représentés sur la Figure 1.5). Ces oscillations sont produites par des interférences constructives et destructives entre les ondes rétro-diffusées par le haut et le bas de l'organisme insonifié. En raison du faible contraste d'impédance eau/organisme, la réponse est généralement faible par rapport à la taille de l'organisme.

Historiquement, ce sont les premiers organismes dont la réponse a été modélisée (Anderson, 1950). De nombreux types de modèles ont été développés depuis pour représenter leurs réponses (Stanton and Chu, 2000) :

**Modèles exacts :** Ces modèles précurseurs existent uniquement pour quelques formes simples : sphère (Anderson, 1950), cylindre droit (Stanton, 1988), ou courbe (Stanton, 1989b), ellipsoïde (Furusawa, 1988)... Ces modèles ne sont valides que pour des angles d'incidence quasi-normaux (à l'exception des modèles de sphères) et sont généralement peu utilisés.

**Modèles de rayons (*Ray based model*) :** Ces modèles approchés représentent la réponse acoustique d'un organisme comme étant la combinaison de "rayons" reflétés par les interfaces avant et arrière de celui-ci, négligeant l'intérieur du corps (Stanton et al., 1993b,a). Ces modèles sont moins précis que les modèles exacts et sont généralement restreints à la modélisation de la réponse en régime géométrique (à haute fréquence) mais ils sont valides pour tous les angles d'incidence.

**Modèles DWBA (*Distorted-Wave Born Approximation models*) :** Ces modèles approchés représentent la réponse acoustique d'un organisme en découpant son corps en un ensemble de petit volume simple, l'écho de la cible étant une combinaison de la contribution de chaque élément (Chu et al., 1993). Ces modèles ont l'avantage de pouvoir modéliser n'importe quelles formes et orientations d'organisme à n'importe quelles fréquences et sont donc les plus largement utilisés pour étudier le plancton par acoustique (Martin Traykovski, 1998; Lawson et al., 2004; Wiebe et al., 2010). Ils ne sont, par contre, pas adaptés à des réflecteurs trop denses.



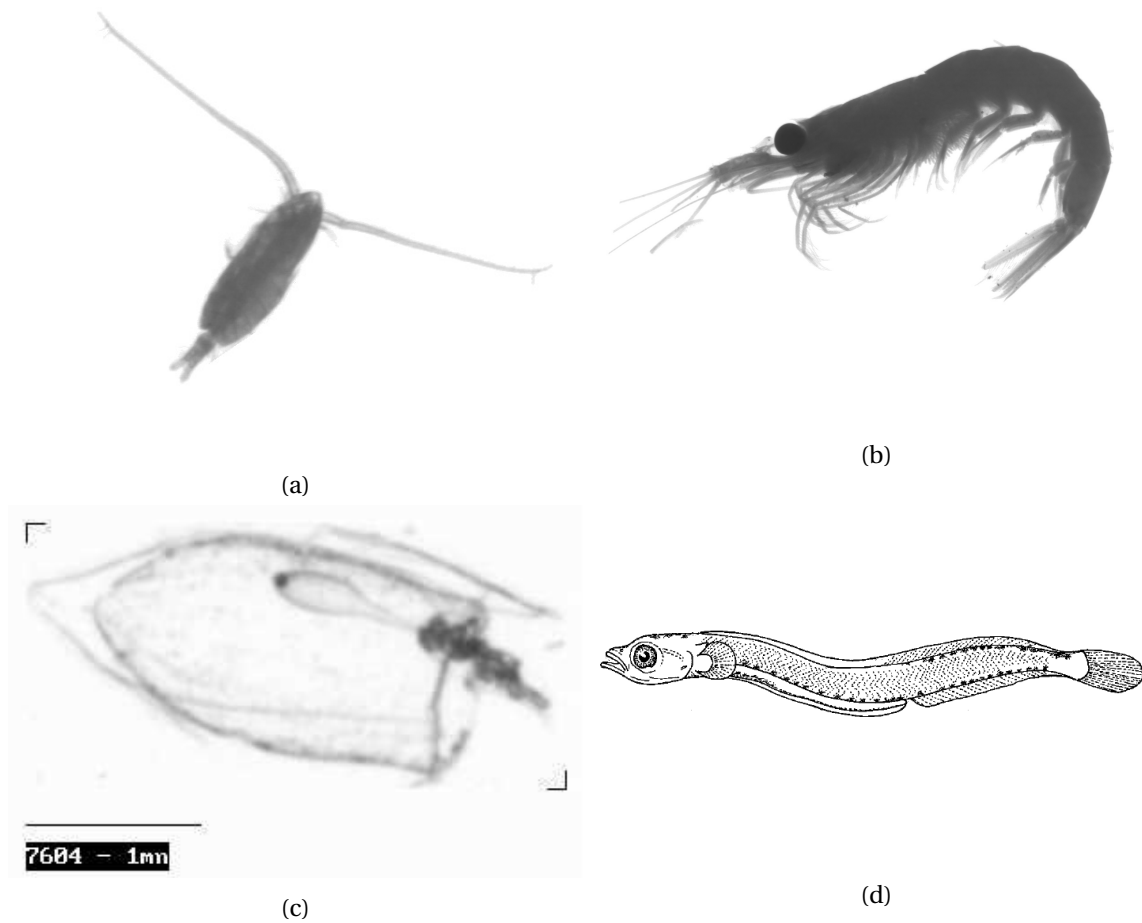


FIGURE 1.6 – Exemple d’organismes *Fluid Like* (FL) : (a) copépode (Zooscan, PELGAS 2016), (b) Euphausiacée (Zooscan, PELGAS 2016), (c) siphonophore calycophore (ZooCAM, PELGAS 2016), (d) juvénile de lançon (Munk and Nielsen, 2005)

## Organismes Elastic Shell (ES)

Les réflecteurs ES sont caractérisés par une coquille externe solide qui réfléchit majoritairement l'onde incidente, la réponse acoustique du corps étant généralement négligée. Les organismes ES sont de bons réflecteurs comparés aux organismes FL (Stanton et al., 1994). Les gastéropodes thécosomes (ou ptéropodes, Figure 1.7) sont le principal taxon composant ce groupe de réflecteurs, dû à la présence d'une coquille dure en aragonite chez la majorité de ces organismes. La forme en spirale de celle-ci ainsi que la large discontinuité formée par l'opercule rend complexe la modélisation exacte de leurs réponses acoustiques. Plusieurs modèles ont été développés pour les représenter, passés en revue par Lavery et al. (2007) :

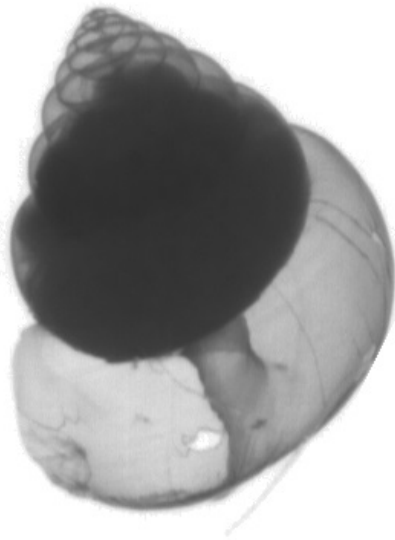
### Modèle de sphère fluide dense "passe-haut" (*high pass dense fluide sphere model*) :

Ce modèle approché représente le réflecteur ES comme une sphère fluide ayant des propriétés physiques similaires à l'aragonite, et non comme une cible solide (Stanton et al., 1994). Il est qualifié de "passe-haut" car il filtre les oscillations du régime géométrique de façon similaire à un filtre électronique "high pass", entraînant une réponse plate dans ce régime (voir la réponse des ptéropodes de la Figure 1.5).

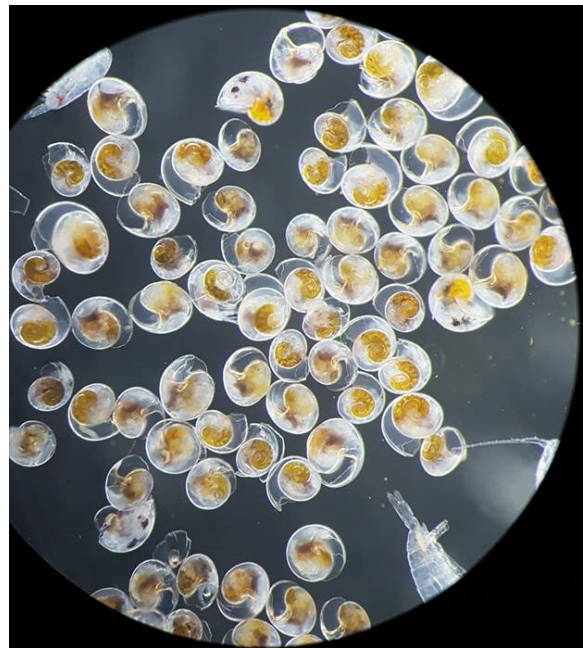
**Modèle de coquille élastique sphérique remplie de fluide :** Ce modèle exact, complexe, représente la réponse d'une sphère solide et élastique remplie de fluide (Stanton et al., 2000). Ce modèle présente un certain nombre de résonances qui ne sont pas mesurées *in situ*, il est donc généralement moyenné sur une distribution de taille pour atténuer ces résonances.

**Modèle de rayon d'une coquille solide sphérique :** Ce modèle de rayon (voir la description des modèles FL) représente la réponse acoustique approchée des organismes ES en tenant compte des ondes de "Lamb" (Stanton et al., 1998a), des ondes transversales subsoniques voyageant sur la surface de la coquille. Ces ondes entraînent des oscillations correspondant aux interférences constructives et destructives entre l'écho principal de la cible et les ondes de Lamb. Ce modèle n'est valide qu'en régime géométrique ( $ka > 1$ ).

Aucun de ses modèles ne représente la complexité de la coquille d'un ptéropode, et le modèle de sphère fluide dense est généralement préféré pour les études *in situ* à cause de sa fidélité aux mesures et de sa simplicité (Lavery et al., 2007).



(a)



(b)

FIGURE 1.7 – Exemples d’organismes *Elastic Shell* (ES) : gastéropodes thécosomes ((a) Zooscan, (b) loupe binoculaire, PELGAS 2016)

## Organismes Gas-Bearing (GB)

Les réflecteurs GB sont caractérisés par une inclusion gazeuse. Celle-ci implique un important contraste d'impédance entre la bulle de gaz et l'eau, générant un écho très fort. L'écho du corps de l'organisme est généralement négligeable par rapport à l'écho de l'inclusion gazeuse. L'importante différence d'impédance entre l'eau et la bulle génère de plus un phénomène de résonance dans le régime de Rayleigh (voir paragraphe A.5.1 de l'annexe A). Tous les poissons porteurs d'une vessie gazeuse sont des réflecteurs GB, ainsi que les siphonophores physonectes (Figure 1.8).

Les grosses inclusions gazeuses, comme celles des espèces commerciales de poissons, présentent une résonance à basse fréquence (<5 kHz), en dehors des fréquences classiquement mesurées par les sondeurs (exemple de la réponse du poisson sur la Figure 1.5). Les bulles de taille millimétriques, comme les vessies des poissons de quelques centimètres, ou le pneumatophore d'un siphonophore (voir Figure 1.5), ont une résonance qui se situe (en fonction de la profondeur) dans cette gamme de fréquences.

Une bulle contrainte par le corps d'un poisson ou la capsule d'un pneumatophore présente généralement une forme allongée, représentée par un sphéroïde. Plusieurs modèles approchés ont ainsi été développés pour représenter la réponse acoustique et la résonance d'une telle forme :

Un premier modèle de bulle sphérique dans un milieu élastique infini fut développé par [Andreeva \(1964\)](#). Celui-ci fut ensuite repris par [Weston \(1967\)](#) puis par [Love \(1978\)](#) pour représenter la réponse d'une sphère fluide visqueuse d'épaisseur nulle (la chair de poisson entourant la vessie) remplie de gaz. Un modèle basé non plus sur une sphère simple, mais sur un sphéroïde a été développé ensuite par [Ye \(1997\)](#), et est généralement la base de la majorité des modèles de bulle résonante que l'on peut trouver dans la littérature récente ([Scoulding et al., 2015](#); [Remond, 2015](#)). Ces modèles ne sont valides que dans le régime de Rayleigh (pour  $ka < 0.1$ ).

D'autres modèles moins adaptés à nos applications existent aussi, tel que le modèle "pass haut" de sphéroïde de gaz de [Stanton \(1989a\)](#), plutôt adapté à représenter la zone de diffusion géométrique que la résonance, le modèle de [Medwin and Clay \(1997\)](#) qui prend mal en compte l'effet de la profondeur sur le positionnement en fréquence de la résonance ou le modèle exact de sphéroïde gazeux de [Furusawa \(1988\)](#), très long à converger.

Nous utilisons dans cette thèse une version modifiée du modèle de sphéroïde gazeux de Ye (1997) en tenant compte des termes d'amortissement de Ainslie and Leighton (2011), présenté dans la section 3.2.4 du chapitre 3.

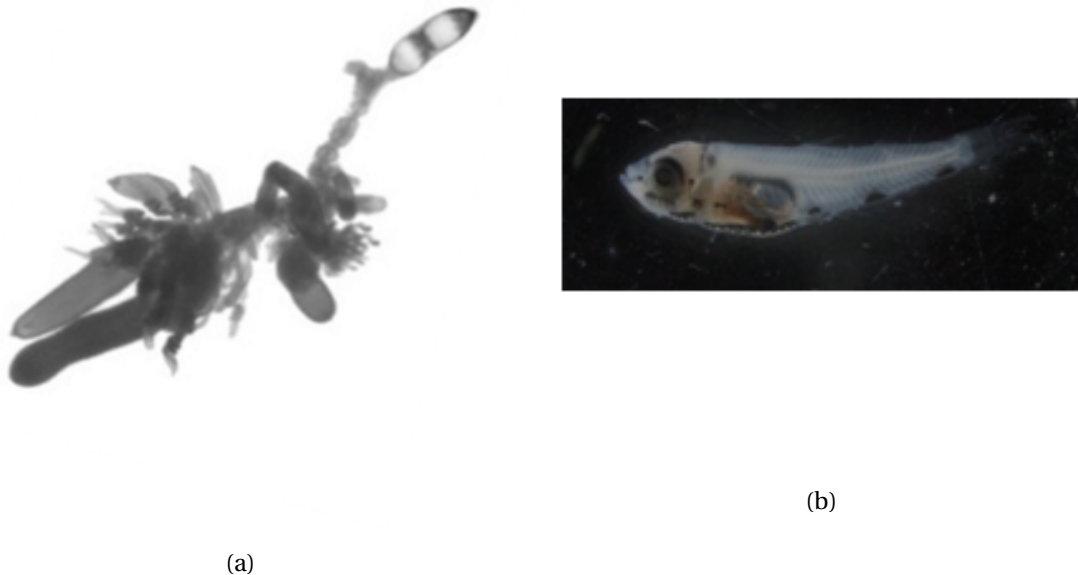


FIGURE 1.8 – Exemple d’organismes *Gas Bearing* (FL) : (a) partie supérieure de siphonophore physonecte (Zooscan, PELGAS 2016), (b) poisson mésopélagique (*Maurolicus muelleri*, loupe binoculaire, PELGAS 2016)

### 1.1.5 Acoustique halieutique

L’acoustique sous-marine permet d’étudier les organismes marins sur une grande variété d’échelle (de quelques mètres à des centaines de kilomètres du transducteur, en fonction de la fréquence), en temps réel, et de façon continue (à la différence des échantillonnages biologiques au chalut/filet, qui se présentent sous forme de points discontinus) (Stanton, 2012). L’acoustique est par contre peu discriminante taxonomiquement (Benoit-Bird and Lawson, 2016), deux organismes pourtant très différents pouvant avoir des réponses acoustiques semblables (comme des juvéniles de poissons et des siphonophores, Figure 1.8). Cette faible résolution taxonomique peut être améliorée en combinant les données acoustiques avec des échantillonnages biologiques et/ou en utilisant plusieurs fréquences acoustiques discrètes, des bandes de fréquences continues (acoustique large bande), ou en multipliant le nombre de faisceaux acoustiques pour discriminer les cibles en trois dimensions (sondeurs multifaisceaux).

L’utilisation de l’acoustique active pour observer la vie marine a débuté dans les années 30, avec les premiers bancs de poissons représentés sur un échogramme (Sund,

1935). Suite à la Seconde Guerre mondiale, cette technologie devient rapidement un standard pour les pêcheurs comme pour les scientifiques. Dans les années 80, le développement des procédures de calibration (Foote et al., 1983) et les études des relations entre tailles des organismes et énergies rétro-diffusées (Love, 1971; Foote, 1987) permettent l'émergence de méthodes d'évaluation de stocks halieutiques par acoustique.

De nos jours, les sondeurs acoustiques sont les principaux outils d'échantillonnage des campagnes d'évaluation de stock d'espèces pélagiques (e.g. hareng, anchois...). Les sondeurs halieutiques opèrent généralement entre 10 et 400 kHz (Horne, 2000) : un compromis entre la portée des sondeurs (limitant pour les hautes fréquences, voir l'annexe A.4) et la taille des transducteurs (limitant pour les basses fréquences).

Les poissons sont loin d'être les seuls organismes détectés par acoustique. Ainsi des organismes plus petits, comme le zooplancton, sont aisément détectables par les sondeurs lorsqu'ils sont en grand nombre. Les organismes planctoniques diffusent comme n'importe quels autres organismes, mais à cause de leurs petites tailles et de leurs fortes densités, les échos se chevauchent pour former des *couches diffusantes* (Simmonds and MacLennan, 2005) (couche diffusante sur la Figure 1.1).

### 1.1.6 Acoustique large bande

La grande majorité des sondeurs utilisés en acoustique halieutique émettaient jusqu'ici à une seule fréquence (dit en bande étroite), mais certains sondeurs peuvent émettre en *Large Bande*, c'est-à-dire sur une bande continue de fréquences. Le signal est alors modulé en fréquence le long de l'émission. Les émissions large bande présentent un certain nombre d'avantages :

- Une réponse fréquentielle très fine, passant d'un point discret en bande étroite à une bande continue allant de quelques kHz pour les basses fréquences à plusieurs dizaines de kHz pour les hautes fréquences
- Une amélioration importante de la résolution verticale (voir compression d'impulsion dans l'annexe A.7.2)

Ces avantages sont contrebalancés par plusieurs limitations comme :

- Une calibration et des traitements des signaux plus complexes qu'en bande étroite
- Une contamination des échos faibles par les échos forts, limitant dans certains cas l'amélioration de résolution, notamment proche du fond
- Une obligation d'émettre séquentiellement pour éviter les interférences entre les sondeurs, augmentant le délai entre deux pings.

L'acoustique large bande est considérée par beaucoup d'auteurs comme l'un des outils les plus prometteurs pour identifier les organismes en mer (Horne, 2000; Simmonds and MacLennan, 2005; Stanton, 2012).

Les premiers dispositifs actifs large bande en halieutique utilisaient des sources explosives, notamment pour faire résonner les vessies des organismes cibles (Chapman and Marshall, 1966; Love, 1975; Kalish et al., 1986). Ces méthodes rudimentaires ont été remplacées par des sondeurs expérimentaux dans les années 90. L'un des objectifs de ces sondeurs était de découvrir, d'après Horne (2000), "le saint Graal des acousticiens", c'est-à-dire un moyen d'identifier des espèces directement par acoustique. De nombreuses études ont été conduites dans ce sens (Kjaergaard et al., 1990; Simmonds and Armstrong, 1990; Zakharia et al., 1996), avec des résultats encore mitigés (Antona, 2016; Bassett et al., 2018).

D'autres études ont été menées pour identifier les espèces de poissons commerciaux à partir de leur fréquence de résonance (Stanton et al., 2010, 2012), mais ces études sont difficilement généralisables, car elles impliquent des sondeurs Large Bande basse fréquence (<10 kHz), nécessitant de très gros transducteurs et une électronique spécialisée.

En marge des études sur les espèces commerciales, l'acoustique large bande semble être particulièrement bien adaptée au plancton, car la gamme de fréquences utilisées en

halieutique (de 10 à 500 kHz) couvre à la fois le régime de Rayleigh et le régime géométrique de beaucoup d'organismes (MacLennan and Holliday, 1996). L'acoustique large bande a notamment permis d'affiner les modèles acoustiques utilisés sur le plancton (Martin Traykovski, 1998; Stanton et al., 1998a; Foote et al., 2005), ou *in situ* de résoudre des mélanges d'organismes (Lavery et al., 2010; Ross et al., 2013).

La mise sur le marché d'un sondeur commercial large bande en 2015 (EK80 de SIMRAD), pour les fréquences classiquement utilisées en halieutique, a ouvert un grand nombre de possibilités dans l'étude du plancton par acoustique (Demer et al., 2017; Jech et al., 2017; Bassett et al., 2018).



## 1.2 Couches diffusantes

Le terme "couche diffusante" est défini par [Tont \(1976\)](#), comme étant : "Un groupe d'organismes qui diffusent le son et apparaissent sur les écho-sondeurs comme une couche continue dont les organismes ne peuvent être résolus individuellement". Ce type de couches a été étudié bien avant les années 70, notamment avec la découverte des couches profondes et de leurs migrations journalières par [Dietz \(1948\)](#), l'observation de couche de planctons (artémia dans un lac) par [Cushing and Richardson \(1956\)](#), ou alors le lien entre certaines couches diffusantes et les siphonophores par [Barham \(1963, 1966\)](#). Si la majorité des études acoustiques se sont concentrées sur le poisson, de nombreuses études sur le plancton et les couches diffusantes qu'il produit ont également été publiées depuis les années 80 ([Greenlaw, 1979](#); [Holliday, 1977](#); [Holliday et al., 1989](#)). Ce thème a pris de l'ampleur depuis les années 2000 ([Benoit-Bird and Lawson, 2016](#)) avec la généralisation de l'acoustique multi-fréquentielle comme outils pour répondre à des questions plus larges, à l'échelle de l'écosystème ([Lavery et al., 2007](#); [Lawson et al., 2008](#); [Irigoiien et al., 2014](#); [Peña et al., 2014](#); [Proud et al., 2017](#)).

Si le plancton rassemble une très grande variété de tailles d'organismes (Figure 1.9), seuls les organismes de taille supérieure au millimètre sont aisément détectables aux fréquences utilisées par les sondeurs halieutiques. Les couches diffusantes sont généralement constituées d'organismes appartenant aux catégories de taille suivantes :

- Le mésozooplancton : Entre 0.2 et 20 mm, composé en grande partie de copépodes, mais aussi d'une variété d'autres taxa en plus ou moins grand nombre (larves d'animaux marins, autres petits crustacés pélagiques, gastéropodes pélagiques, chaetognates, petits gélatineux...) ([Sieburth et al., 1978](#); [Lebourges-Dhaussy et al., 2009](#))
- Le macrozooplancton : > 20 mm, composé principalement d'organismes gélatineux, comme des grands cnidaires pélagiques (méduses, siphonophores) ou d'autres taxa (salpes, pyrosomes...)([Sieburth et al., 1978](#); [Brierley et al., 2005](#)).

De plus, le plancton n'est généralement pas le seul constituant biologique des couches diffusantes, et celles-ci sont aussi régulièrement constituées de micronectons ([Benoit-Bird, 2009](#); [Scoulding et al., 2015](#)), c'est-à-dire de petits organismes (entre 2 et 20 cm) avec de bonnes facultés de nage ([Brodeur et al., 2005](#)), comme des juvéniles de poisson, des poissons mésopélagiques, des céphalopodes ou certains crustacés pélagiques (comme le krill).

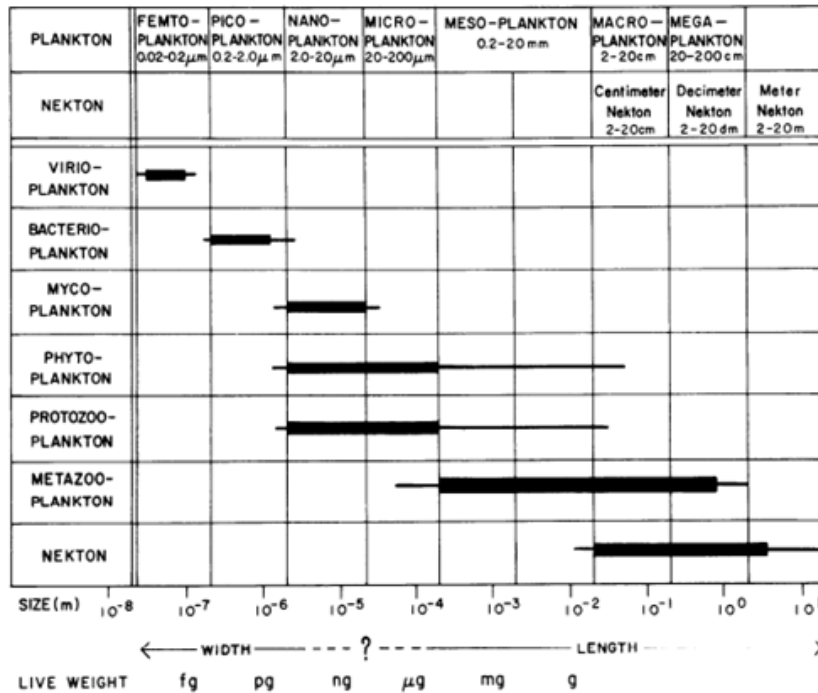


FIGURE 1.9 – Structure en taille des communautés planctoniques et nectoniques, d’après Sieburth et al. (1978)

### 1.2.1 Méthodes d’études des couches diffusantes par acoustique

Dans la littérature, les couches diffusantes ont été étudiées au moyen de trois grandes familles de méthodes : (Benoit-Bird, 2009) :

**Méthodes directes :** Ces méthodes partent de l’échantillonnage biologique et prédisent la densité acoustique et la distribution par taille des organismes échantillonnés (Love, 1975; Lawson et al., 2004). Ces prédictions sont comparées aux données acoustiques provenant de la zone où ont été prélevés les échantillons biologiques. Ces méthodes demandent un échantillonnage biologique exhaustif (il faut échantillonner toutes les cibles avec une réponse acoustique significative), ainsi qu’une connaissance approfondie de la réponse acoustique des cibles échantillonnées, au travers de modèle ou de données expérimentales.

**Méthodes Inverses :** Ces méthodes combinent les données acoustiques et les données biologiques à l’aide d’une méthode d’ajustement par inversion (statistique ou autre) (Holliday, 1977; Greenlaw and Johnson, 1982; Lebourges-Dhaussy and Ballé-Béganton, 2004). Celle-ci a pour rôle de trouver les meilleures combinaisons de chaque type/taille de cible pour reproduire la densité acoustique mesurée. Les données biologiques sont utilisées pour contraindre la solution dans des plages de valeurs de paramètres réalistes. Comme pour les méthodes directes, les méthodes inverses demandent de bons modèles de la réponse acoustique des cibles étudiées. Les fréquences utilisées pour l’inversion doivent impérativement couvrir la transi-

tion entre la diffusion de Rayleigh et la diffusion géométrique (ce qui limite généralement cette méthode au zooplancton).

**Méthodes de classification :** Ces méthodes, revues par Korneliussen et al. (2018), permettent de classer des données multi-fréquentielles en plusieurs groupes de cibles et ce, dans le but de simplifier leur visualisation et de caractériser les différents types de réflecteurs de la zone étudiée. Ces méthodes peuvent être basées sur des approches empiriques, comme des arbres de décision (Madureira et al., 1993; Korneliussen and Ona, 2002; Jech and Michaels, 2006; De Robertis et al., 2010). Elles peuvent autrement se baser sur des approches de "Machine Learning" : supervisées comme les "randoms forest" (Antona, 2016) ou non-supervisées par des méthodes multivariées (Doray et al., 2009) ou de segmentation (Kmeans clustering (Remond, 2015), Expectation - Maximisation (EM) (Peña, 2018b)...). Quelle que soit la méthode, les différents spectres fréquentiels obtenus sont utilisés pour créer des catégories de cibles (ou séparer les cibles d'intérêt des autres). Ces méthodes demandent moins d'information *a priori* sur la réponse des cibles étudiées.

### 1.2.2 Difficulté de l'échantillonnage des couches diffusantes

Toutes les cibles (organismes ou structures physiques) ayant une densité différente de celle de l'eau de mer et produisant un écho supérieur au niveau du bruit ambiant peuvent théoriquement être quantifiées par les outils d'acoustique halieutique (dans le cas général où la linéarité de la réponse acoustique est respectée, voir paragraphe A.3.2 de l'annexe A). En pratique, la discrimination des cibles entre elles nécessite davantage d'information que la simple donnée acoustique (Benoit-Bird and Lawson, 2016), notamment au travers de données de validation provenant d'échantillonnages biologiques (Love, 1993; Pakhomov and Yamamura, 2010) ou optiques (Kloser et al., 2016). Ces échantillonnages étant sélectifs en tailles et en espèces (Barkley, 1972), les organismes échantillonnés ne reflètent que rarement la composition exacte en taille comme en espèces des réflecteurs détectés par acoustique (Korneliussen et al., 2018). Ce potentiel biais de capturabilité peut être dû à trois facteurs :

- L'évitement : faculté de l'organisme à sortir de la trajectoire du filet par ses facultés de nage (Barkley, 1972)
- L'échappement : faculté de l'organisme à s'échapper de l'intérieur du filet en passant à travers les mailles (Nichols and Thompson, 1991)
- La fragilité : résistance d'un organisme aux frottements dans le filet (Hamner et al., 1975)

Ces principaux facteurs sont modulés par un grand nombre de conditions : tailles, forme et mailles du filet, vitesse de celui-ci, colmatage, densité des organismes, lumières, bruits... Si ces différents facteurs impactent principalement les filets, les autres moyens

d'échantillonnage comme les outils optiques peuvent aussi être impactés, notamment par l'évitement (Kloser et al., 2016).

L'ensemble de ces facteurs rendent les échantillonnages biologiques généralement incomplets, entraînant un décalage entre les estimations acoustiques et les estimations biologiques. Plus un organisme va facilement éviter (Kaartvedt et al., 2012), échapper ou être détruit (Robison, 2004) par le filet, plus ce décalage sera conséquent.

Ce décalage est ainsi très important pour les organismes composant le micronecton, qui présentent généralement un échappement important, même avec des filets adaptés. Cela est notamment dû à la conjonction entre la taille relativement petite de ces organismes et leur faculté de nage : ils passent à travers des mailles des grands chaluts, et évitent facilement les filets plus petits. Ces particularités entraînent des décalages de plusieurs ordres de grandeur entre les estimations de la biomasse totale de poissons mésopélagiques par filet (Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980) et celle par acoustique (Irigoiien et al., 2014; Proud et al., 2018).

### **Masquage et "couches fantômes"**

Les organismes dominant la réponse acoustique ne sont pas nécessairement les plus abondants, un réflecteur fort peut présenter une réponse acoustique plus de 1000 fois supérieure à celle d'un réflecteur faible Stanton et al. (1994). Ainsi, quand une couche diffusante est constituée d'un mélange de réflecteurs forts et faibles, seule la réponse des réflecteurs forts sera observée par l'écho-sondeur, "masquant" celle des réflecteurs faibles. Les organismes GB présentent généralement une réponse acoustique très importante aux alentours de la résonance et leurs réponses acoustiques masquent régulièrement celle d'organismes plus faibles comme celle de réflecteurs FL (poissons sans vessie, crustacés, gélatineux...) (McClatchie and Coombs, 2005). Malheureusement, du fait de leur fragilité (siphonophores, Knutsen et al., 2018) ou de leur faculté de nage (poissons GB, Kaartvedt et al., 2012) les organismes GB présentent généralement des capturabilités faibles.

On suspecte les organismes GB d'être les principaux contributeurs de la réponse acoustique de couches diffusantes denses "fantômes" (CDD, [Remond, 2015](#)). Ces couches sont caractérisées par une réponse acoustique particulièrement forte et une très mauvaise relation, voire aucune relation, entre les densités d'organismes échantillonnés par filets et la réponse acoustique. Les propriétés multifréquentielles et la composition taxonomique de ces couches fantômes ne sont étudiées que depuis une quinzaine d'années ([Lawson et al., 2004](#); [Mair et al., 2005](#); [Lavery et al., 2007](#); [Peña et al., 2014](#); [Remond, 2015](#); [Knutsen et al., 2018](#)) et ces études n'expliquent que rarement l'ensemble de la composition spécifique.

[Mair et al. \(2005\)](#) ont proposés un certain nombre d'hypothèses sur la composition des couches denses fantômes observées en mer du Nord :

**Des petits poissons porteurs d'une vessie gazeuse :** Les poissons de taille centimétrique ([Brodeur et al., 2005](#)) sont les principaux réflecteurs GB connus, avec les siphonophores physonectes, pour produire des CDD "fantômes". De nombreuses couches diffusantes ont été attribuées à des petits poissons porteurs de vessie natatoire gazeuse ([Love, 1975](#); [Kaartvedt et al., 2009](#); [Peña et al., 2014](#); [García-Seoane et al., 2016](#)), et les poissons mésopélagiques pourraient être les principaux réflecteurs responsables des couches diffusantes bathypélagiques ([Irigoien et al., 2014](#); [Proud et al., 2018](#)). Leur capacité d'évitement ([Barkley, 1972](#); [Kaartvedt et al., 2012](#)) entraînent un important biais négatif dans les estimations de densité de ces poissons. L'utilisation de filets adaptés, tel que le filet MIK ([ICES, 2013](#)), les BIONESS ([Sameoto, 1983](#)) et MOCNESS ([Wiebe et al., 1985](#)) ou le promoteur MOHT ([Pakhomov and Yamamura, 2010](#)), permettent généralement d'étudier la présence/absence de ces organismes. Il est toutefois parfois difficile de dire si le décalage entre les densités pêchées et estimées par acoustique est dû à leur évitement, ou à la présence d'autres réflecteurs GB non échantillonnés, comme des siphonophores ([Proud et al., 2018](#)).

**Des Siphonophores porteurs d'une inclusion gazeuse :** Les siphonophores sont des cnidaires coloniaux, quasi exclusivement pélagiques, dont le corps gélatineux peut atteindre plusieurs mètres à dizaines de mètres de long ([Mackie et al., 1988](#); [Pugh, 1999](#); [Mapstone, 2014](#)). Les siphonophores des familles physonectes et cystonectes sont tous équipés d'un pneumatophore gazeux (capsule servant de flotteur) par colonie, permettant de maintenir leur flottabilité ([Mapstone, 2014](#)). Ces organismes sont depuis longtemps attribués à des CDD, notamment profondes ([Barham, 1963, 1966](#); [Benfield et al., 2003](#); [Lavery et al., 2007](#); [Kloser et al., 2016](#)). Ils sont connus pour être difficiles à échantillonner à cause de leur fragilité ([Pugh, 1989](#)), et sont ainsi régulièrement suspectés d'être à l'origine de CDD fantômes non-identifiées ([Benfield et al., 2003](#); [Lezama-Ochoa et al., 2011](#); [Knutsen et al., 2018](#)). Ces organismes sont très mal échantillonnés par filet, et même si le décompte des pneumatophores retenu entre les mailles est une méthode mis en

œuvre dans beaucoup d'études (Barham, 1963; Lavery et al., 2007; Hosia and Båmstedt, 2008; Baxter et al., 2012), l'observation *in situ* donne de meilleurs résultats (Benfield et al., 2003; Kloser et al., 2016; Choy et al., 2017).

**D'autres organismes gazeux potentiellement porteurs d'une inclusion gazeuse :** En dehors des vessies natatoires des poissons, des pneumatophores des siphonophores physonesctes et des poumons des mammifères et des oiseaux marins plongeurs, aucun autre organisme marin ne possède de réelles inclusions gazeuses (Benoit-Bird and Lawson, 2016). Néanmoins, certains organismes gélatineux (méduses, salpes...) présentent des réponses acoustiques plus fortes à 38 kHz qu'aux fréquences plus élevées (Brierley et al., 2001; Colombo, 2003). Cela pourrait être expliqué par les résonances de potentielles bulles millimétriques, par exemple piégées dans leurs structures gélatineuses. Ces pics de résonance pourraient aussi être due à des poissons porteurs de vessies, dont un certain nombre de juvéniles sont connus pour s'associer aux organismes gélatineux (Horn, 1975; Lynam and Brierley, 2007).

**Des bulles de gaz piégées dans la neige marine :** Mair et al. (2005) proposait que des bulles de gaz, provenant de la décomposition de matière organique ou d'autres sources, pourraient être piégées dans des agrégats de "neige marine" et ainsi présenter une réponse de réflecteurs GB. La quantité de neige marine peut être évaluée en mesurant la quantité de matière en suspension dans l'eau (Fromant, 2015). La validation de la présence de telles bulles piégées dans des agrégats de neige marine nécessiterait d'utiliser un sondeur large bande pour enregistrer la réponse acoustique des objets identifiés avec une caméra. Le sondeur et la caméra devraient donc être utilisés en profil vertical à partir d'un bateau, ou dans un sous-marin permettant de se rapprocher des cibles pour permettre l'identification par vidéo (e.g. Doray, 2018).

**Des inclusions gazeuses contenues dans les cellules phytoplanctoniques :** De la même façon, certains travaux ont montré que le phytoplancton (Selivanovsky et al., 1996) ou le microphytobenthos (Gorska, 2018) étaient capables de sécréter de l'oxygène sous forme gazeuse, soit dans des vacuoles (de taille micrométriques) situées dans les cellules (Selivanovsky et al., 1996), soit directement dans le milieu (Gorska, 2018). Les bulles ainsi formées pourraient avoir un impact sur la réponse acoustique des couches diffusantes et seraient de plus très difficiles à échantillonner directement. Néanmoins, la sécrétion d'O<sub>2</sub> par le phytoplancton est très dépendante du cycle jour/nuit. Une couche diffusante formée par des bulles piégées entre les cellules phytoplanctoniques devraient présenter une diminution importante de la réponse acoustique la nuit.

**Des processus hydrographiques physiques :** Un certain nombre de processus physiques pourraient également être source de bulles de gaz, tels que les vagues et les

tempêtes (Holliday and Pieper, 1995), ou les remontées de gaz piégées dans les couches sédimentaires (Dupré et al., 2014). Ces processus sont à l'origine de bulles "libres", facilement distinguables de couches diffusantes stables temporellement et spatialement. Néanmoins, ces bulles pourraient ensuite être piégées dans la colonne d'eau par des gélatineux, de la neige marine ou des agrégations de phytoplanctons et pourraient former ou s'associer à une couche diffusante dense.

## 1.3 Les couches diffusantes du golfe de Gascogne

Le golfe de Gascogne (GdG) est une baie océanique faisant face à l'océan Atlantique et englobant une partie importante du littoral Atlantique français. Il est limité au sud par la côte Ibérique espagnole (43°20'N) et par la côte Bretonne au Nord (48°N) (voir Figure 1.10).

### 1.3.1 La campagne PELGAS

Depuis 2000, l'écosystème pélagique du GdG est observé tous les printemps dans le cadre de la campagne PELGAS (Doray et al., 2018). Elle est effectuée à bord du N/O "Thalassa" afin d'évaluer la biomasse des petits poissons pélagiques (notamment anchois, *Engraulis encrasicolus* et sardine, *Sardina plichardus*) présents dans le golfe à cette période de l'année. La campagne PELGAS ne se limite pas seulement à l'évaluation des petits pélagiques, et possède une dimension écosystémique importante : de nombreuses données hydrologiques sont ainsi collectées (température, salinité, nutriments, oxygène, turbidité...), mais aussi des données biologiques pour chaque niveau trophique, du phytoplancton aux prédateurs supérieurs. La campagne PELGAS permet ainsi une surveillance de l'écosystème pélagique au printemps.

Les données sont récoltées de façon systématique le long de plusieurs "radiales" perpendiculaires à la côte française (Figure 1.10). Chacune de ces radiales est séparée de la suivante d'environ 12 miles. Cette organisation permet une couverture du plateau continental du GdG, des zones côtières au large, en passant par la rupture de pente au bord du plateau. L'acquisition acoustique le long des radiales se fait à une vitesse standard de 10 nœuds, qui représente un compromis entre la qualité d'acquisition des données acoustiques et la couverture de l'ensemble du golfe en 30 jours.



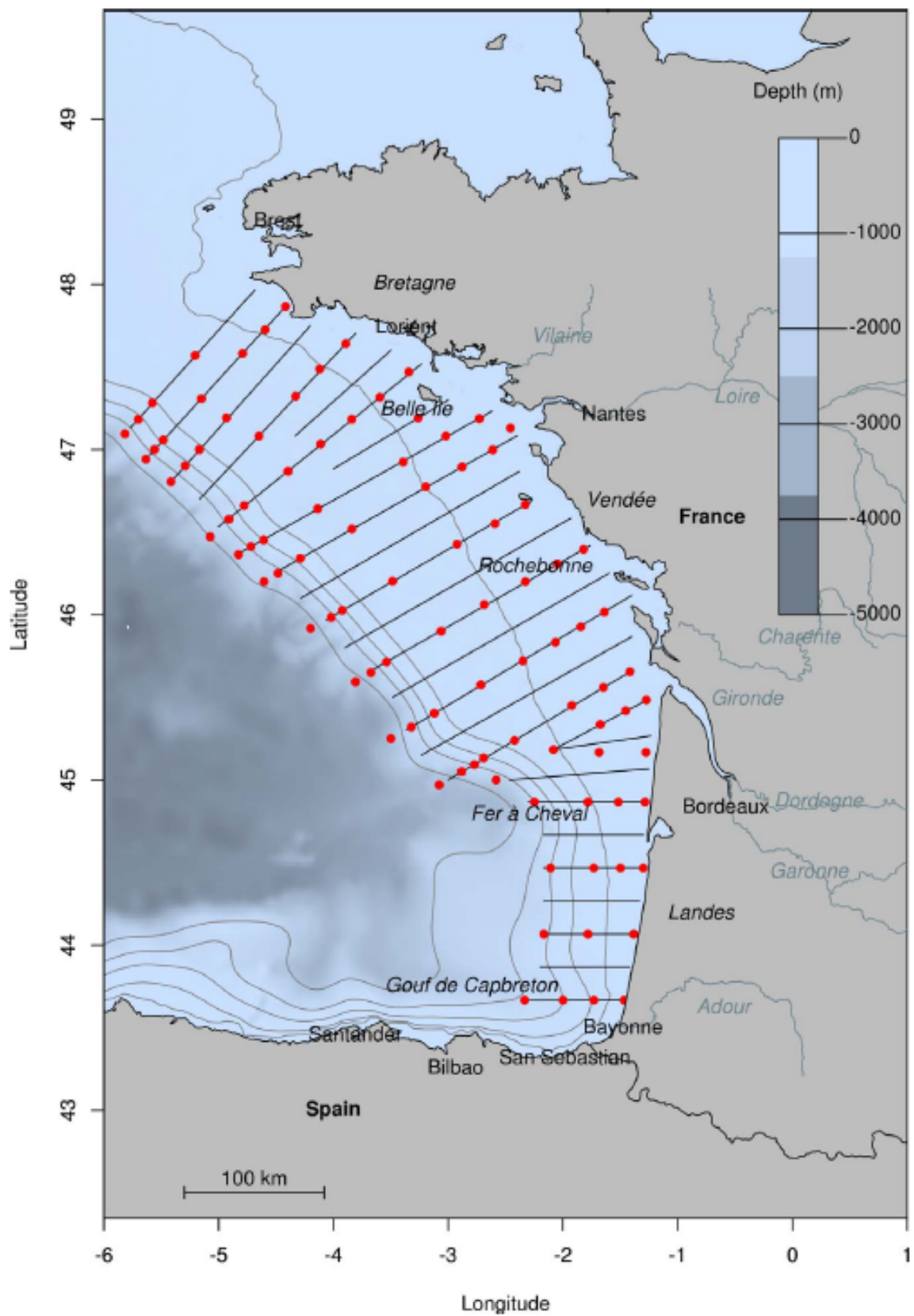


FIGURE 1.10 – Plan d'échantillonnage de la campagne PELGAS. Ligne pleine : radiale échantillonnée à 10 nœuds, points rouges : stations fixes hydrobiologiques, lignes grises légères : isobathes 100, 200, 300, 400, 500 m, d'après [Doray et al. \(2018\)](#)

### 1.3.2 Les couches diffusantes du golfe de Gascogne

Des couches diffusantes denses ( $S_v > -60dB$ ) sont observées depuis les premières années de la campagne PELGAS dans le GdG au printemps, mais ne sont étudiées que depuis peu : d'abord par [Lezama-Ochoa et al. \(2011\)](#) et par [Trenkel and Berger \(2013\)](#) sans échantillonnage biologique, avant de faire l'objet de la thèse de Barbara [Remond \(2015\)](#).

La caractérisation acoustique et taxonomique des couches diffusantes denses observées dans le GdG a d'abord été réalisée en appliquant une méthode de classification non-supervisée (la méthode ACM-KM, [Remond, 2015](#)) à des données acoustiques multi-fréquences (18, 38, 70, 120, 200 kHz) à l'échelle du golfe. Cette méthode de segmentation a mis en évidence des groupes de couches diffusantes distinctes formant des patrons spatiaux cohérents à méso-échelle (centaines de km). La réponse acoustique de ces différents groupes a permis de déterminer que la réponse acoustique du GdG en 2013 était dominée par des réflecteurs porteurs d'inclusion gazeuse.

Dans un deuxième temps, les distributions de ces différents groupes ont été comparées avec les distributions de paramètres tirés des données PELGAS et représentant les grands compartiments de l'écosystème (petits pélagiques, zooplanctons...), à l'échelle du GdG. La distribution de ces groupes de couches diffusantes a été également comparée aux structures hydrographiques (température, salinité, fluorescence...) à plus petite échelle. Aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre la distribution des couches diffusantes et les différents paramètres à ces deux échelles d'observations. [Remond \(2015\)](#) a conclu que les réflecteurs principaux à l'origine des couches diffusantes devaient appartenir à des compartiments intermédiaires jusque-là mal échantillonnés par la campagne PELGAS, entre le mésozooplancton et les petits poissons pélagiques.

Enfin, les CDD du GdG ont fait l'objet d'un échantillonnage spécifique à fine échelle, afin de déterminer leur composition taxonomique. Cet échantillonnage a été effectué à l'échelle de plusieurs stations situées en face de l'estuaire de la Gironde, lors de la campagne PELGAS 2013 ([Doray et al., 2013](#)). Si des biais importants ont été détectés dans l'échantillonnage de l'ichtyoplancton et du micronecton, cette étude a mis en évidence la structure en taille la plus probable des inclusions gazeuses ([Remond, 2015](#)), ainsi que des hypothèses sur la composition taxonomique de ces couches. Elles seraient constituées de larves de poissons porteurs d'inclusions gazeuses résonantes aux fréquences halieutiques, mais également de réflecteurs GB plus gros, non échantillonnés.

[Remond \(2015\)](#) a résumé les limites de l'échantillonnage acoustique utilisé jusque-là sur les couches diffusantes dense du GdG :

- Les sondeurs de coque des navires océanographiques ne sont pas adaptés à l'étude

des couches diffusantes : l'augmentation du volume insonifié avec la profondeur peut avoir des conséquences importantes sur la réponse fréquentielle, car la probabilité de présence d'une cible résonante dans le volume échantillonné augmente avec la profondeur. Cela pourrait expliquer la prédominance des réponses de cibles résonantes dans le GdG au printemps.

- L'usage de cinq fréquences discrètes en bande étroite est limitant pour étudier des réflecteurs résonant dans cette gamme. La résolution de l'étroit pic de résonance est trop grossière, ce qui rend les inversions hasardeuses, et ne permet pas d'obtenir une taille précise des inclusions gazeuses.

**Remond (2015)** insiste sur l'importance de l'acoustique large bande pour étudier les couches diffusantes résonantes. Elle indique également que les sondeurs devraient être idéalement montés sur des profileurs verticaux afin de permettre d'échantillonner un volume constant. Cet échantillonnage acoustique devrait être couplés à des échantillonnages biologiques exhaustifs, notamment du point de vue du micronecton, avec par exemple l'usage de filet ouvrant-fermant comme le BIONESS (**Sameoto, 1983**), ou de vidéos *in situ*.

## 1.4 Objectifs

Les travaux de Barbara Remond (2015) ont formellement identifié les réflecteurs porteurs d'inclusion gazeuse comme étant les principaux composants des CDD du GdG mais n'ont pu identifier formellement leurs compositions. Ainsi, en nous appuyant sur les observations, hypothèses et prérogatives formulées par Barbara Remond (2015), nous chercherons à répondre à la question suivante :

### **Quels sont les organismes responsables de la réponse acoustique des CDD du GdG, et comment sont-ils répartis ?**

Pour répondre à cette question, nous avons tout d'abord, dans le chapitre 2, testé l'influence du volume échantillonné sur la réponse acoustique d'une couche diffusante. L'élargissement important du faisceau acoustique avec la profondeur est présenté par Remond (2015) comme étant une source importante de biais dans l'échantillonnage des couches diffusantes. Cette hypothèse est évaluée en comparant des observations simultanées d'une même couche diffusante effectuée par deux sondeurs présentant un volume échantillonné différent.

Les résultats du chapitre 2 nous ont permis de mettre au point un plan d'échantillonnage adapté à l'étude des couches diffusantes. Ce plan d'échantillonnage a été mis en œuvre dans le chapitre 3 pour tenter d'identifier les organismes à l'origine de couches diffusantes denses observées au printemps 2016 en utilisant, en plus des filets classiques, plusieurs moyens d'échantillonnages innovants, tel que l'acoustique large bande, des caméras vidéos montées sur les filets, ou le traitement d'une partie des échantillons à l'aide d'outils d'imagerie. Nous avons étudié de plus, dans ce chapitre, la variabilité interne des couches et ses implications dans la répartition à fine échelle des organismes la composant.

Dans le chapitre 4, nous avons suivi la répartition à large échelle des couches diffusantes échantillonnées dans le chapitre précédent, et des organismes les composant, dans le but d'obtenir leurs répartition dans le nord du GdG.

Enfin, dans le chapitre 5, nous avons discuté des implications des conclusions des chapitres précédents sur l'écosystème du GdG, mais aussi à d'autres situations et écosystèmes.

## Chapitre 2

# Effets de la résolution du faisceau acoustique sur la réponse d'une couche diffusante

*"J'admets vos calculs, capitaine, [...] et j'aurais mauvaise grâce à les contester, puisque l'expérience leur donne raison chaque jour. Mais je pressens actuellement en présence une difficulté réelle. "*

- Jules Verne, *Vingt mille lieues sous les mers*



## 2.1 Introduction

L'échantillonnage des couches diffusantes denses (CDD), générées par des réflecteurs GB résonants, est généralement difficile (Lavery et al., 2007; Peña et al., 2014) voir infructueux (Mair et al., 2005; Remond, 2015). Les (faibles) captures réalisées au moyen de filets dans ces couches ne permettent généralement pas d'expliquer la forte réponse acoustique mesurée. Inversement, les données biologiques et acoustiques collectées dans des couches diffusantes constituées d'organismes FL présentent usuellement de bonnes corrélations (Costello et al., 1989; Brierley et al., 2005). Le décalage des densités estimées par acoustique et des densités des organismes capturés dans les filets dans le cas des CDD est notamment dû à deux caractéristiques des organismes GB : leurs faibles capturabilités et leurs réponses acoustiques élevées, notamment autour de leur fréquence de résonance. Ainsi, un nombre relativement faible, et donc difficile à échantillonner, d'organismes résonants pourra dominer la réponse acoustique, masquant la réponse de tous les autres réflecteurs (Stanton et al., 1994).

Remond (2015), fait l'hypothèse que la réponse acoustique des CDD qu'elle a échantillonnées serait en partie due à des poissons GB de taille centimétrique, qui n'auraient pas été échantillonnés par les filets. La relative rareté de ces organismes serait compensée par le volume important échantillonné par les faisceaux des sondeurs de coque du navire de recherche, impliquant qu'au moins un de ces organismes soit présent dans le faisceau à chaque ping. L'auteur propose un échantillonnage par acoustique des couches diffusantes à volume constant, par exemple en utilisant un sondeur monté sur une sonde descendue dans la colonne d'eau (Remond, 2015).

L'objectif de ce chapitre est de tester si la réponse acoustique des CDD observées dans le Golfe de Gascogne (GdG) au printemps pouvait être produite par des organismes GB rares, caractérisés par une réponse acoustique forte et une faible capturabilité par des filets (Remond, 2015). Si cette hypothèse était avérée, une diminution du volume échantillonné par acoustique devrait réduire le masquage acoustique des faibles réflecteurs FL par les forts réflecteurs GB. L'énergie acoustique rétro-diffusée par des volumes plus réduits devrait présenter plus de variabilité que celle des faisceaux des sondeurs de coque, avec des pings forts incluant des réflecteurs GB et des pings faibles n'en incluant pas alors que des faisceaux plus larges auraient une réponse plus moyennée et moins variable, incluant toujours des réflecteurs gazeux.

Nous avons testé cette hypothèse en mesurant l'effet du volume échantillonné sur la variabilité de la réponse acoustique de couches diffusantes denses observées dans le GdG au printemps 2014. Pour cela, nous avons comparé la réponse acoustique d'une couche diffusante mesurée par un sondeur tracté dans la colonne d'eau avec la réponse acous-

tique de la même couche mesurée par les sondeurs de coque de la Thalassa. Nous avons, en outre, caractérisé la réponse multifréquence de cette couche, ainsi que sa composition taxonomique.



## 2.2 Matériels et Méthodes

Les données de cette étude ont été collectées lors de la campagne PELGAS 2014 (Doray et al., 2014). Cette campagne a été marquée par la forte occurrence de CDD (voir figure 2.1 (a)) dans le nord du GdG, ainsi que par des captures importantes de salpes. La zone d'étude, située à 20 km au large de Belle Île (voir figure 2.1 (b)), a été choisie car elle présentait des couches diffusantes particulièrement denses.

### 2.2.1 Données acoustiques

Le sondeur tracté dans la colonne d'eau était installé sur l'EROC, pour "Engin Remorqué Observateur de Chalut" (voir figure 2.2 (b)) (Doray et al., 2016a). C'est un véhicule sous-marin remorqué (TOV), relié au bateau par un câble équipé de fibres optiques. Il était équipé d'un sondeur EK60 70kHz, d'une caméra adaptée aux faibles luminosités ainsi que de quatre rotors permettant de le positionner précisément à partir du bateau. Cet engin a été spécialement conçu pour observer les interactions poissons / engin de pêche, et est utilisé pour mesurer le TS de cibles directement dans le milieu (Doray et al., 2016a). Le sondeur monté sur l'EROC était opéré avec une durée d'impulsion de 256  $\mu$ s, une portée d'une dizaine de mètres et une cadence de tir rapide, présenté en Table 2.1.

La Thalassa était équipée de 6 sondeurs Simrad EK60 : 18, 38, 70, 120, 200 et 333kHz, opérés avec une durée d'impulsion de 1024  $\mu$ s et une cadence de tir de 2 pings par seconde (Table 2.1). Ceux-ci sont placés sur la coque, à 6.14 m de la surface.

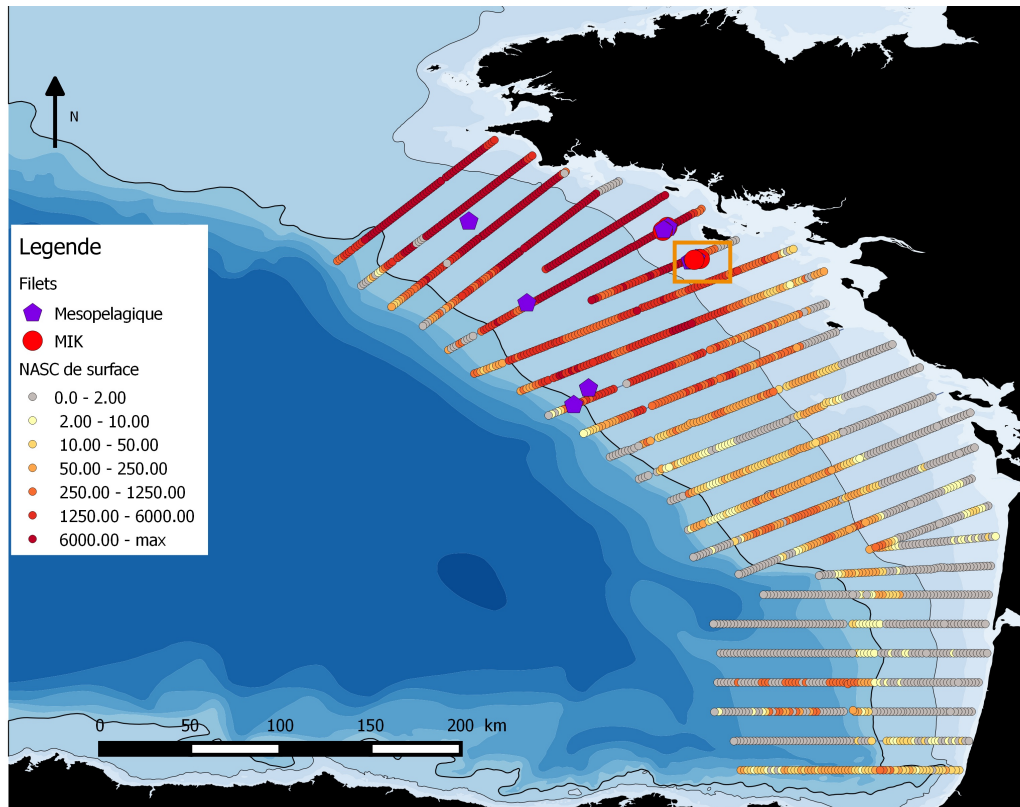
L'EROC a réalisé 4 enregistrements acoustiques de durées variables, à 4 profondeurs différentes (Figure 2.3). La séquence 4, la plus profonde, a été retirée de l'analyse car la trajectoire de l'EROC n'était pas assez stable.

L'EROC étant tracté derrière la Thalassa, le décalage de position a été corrigé en utilisant les valeurs du Tableau 2.1, afin que le sondeur de l'EROC et les sondeurs de la Thalassa échantillonnent les mêmes zones.

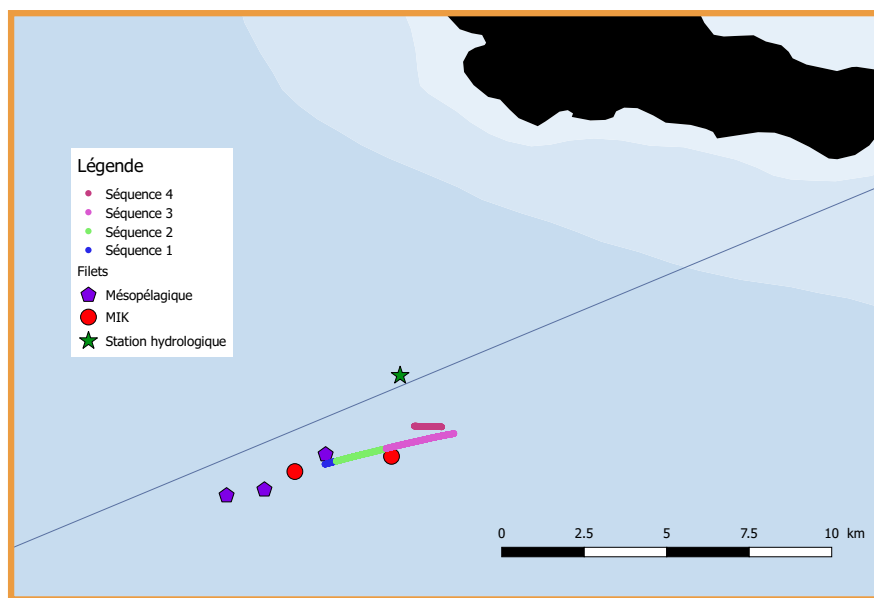
TABLEAU 2.1 – Cadences de tir de l'EROC et des sondeurs de la Thalassa ainsi que leurs éloignements moyen en fonction de la séquence d'échantillonnage

Séquence	Intervalle entre pings EROC (s)	Intervalle entre pings Coque (s)	Distance EROC/Thalassa (m)
1	0.13	0.50	56.1
2	0.115	0.50	62
3	0.073	0.50	58
4	0.06	0.50	92.1

Les données acoustiques de coque ont été écho-intégrées avec une résolution verticale de 1 m, une résolution horizontale de 2 pings (autour de 0.7 m) et un seuil de -80 dB. Le sondeur de l'EROC présentait une cadence de tir supérieure à celle du sondeur de la



(a)



(b)

FIGURE 2.1 – Figure (a) : Répartition de la densité acoustique (NASC, *Nautical Area Scattering Coefficient*, indice de réflexion surfacique, voir paragraphe A.3.3 de l'annexe) attribuée aux couches diffusantes de surface par échantillonnage sur le réseau PELGAS, ainsi que position des échantillonnages de micronecton/macroplancton. Carré orange de la Figure (a), et Figure (b) : position des différentes plongées de l'EROC dans la zone d'étude, ainsi que positions des échantillonnages de micronecton/macrozooplancton et de la station hydro-biologique.



FIGURE 2.2 – EROC ("Engin Remorqué Observateur de Chalut") sur le pont arrière de la Thalassa

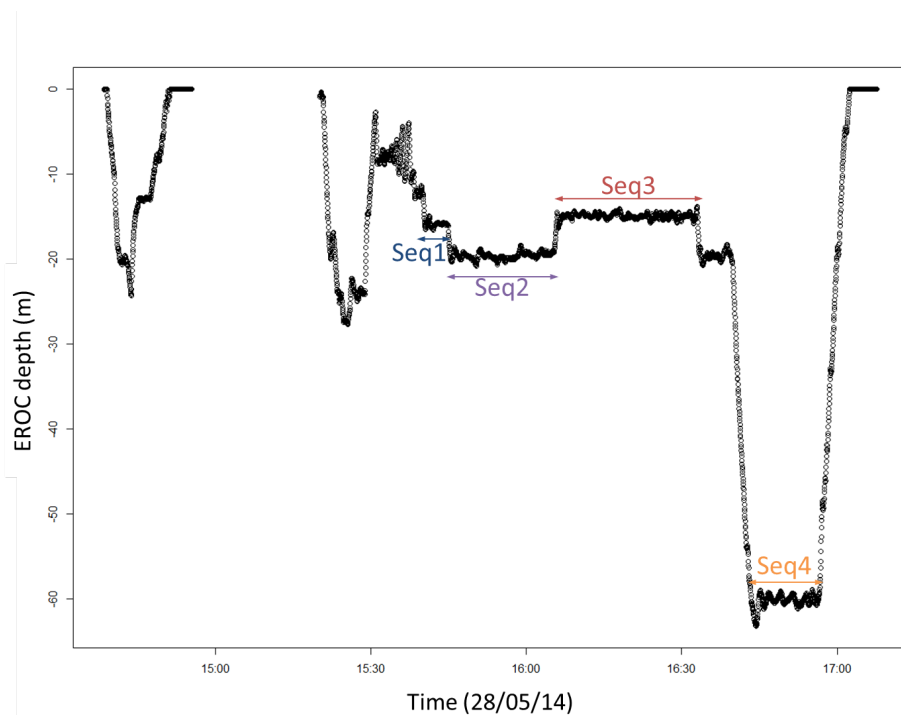


FIGURE 2.3 – Profondeur d'immersion de l'EROC en fonction du temps

Thalassa (autour de 5 fois plus, voir Tableau 2.1). Afin de traiter le même nombre de pings pour chacun des sondeurs, les pings de l'EROC ont été sous-échantillonnés, en prenant pour chaque ping du sondeur de coque le ping de l'EROC le plus proche temporellement (en tenant compte du décalage). Les données acoustiques de l'EROC ont ensuite été écho-intégrées de la même manière que celle des sondeurs de coque.

### Calibration

La calibration du sondeur de l'EROC dépend de la profondeur. Malheureusement, les calibrations effectuées pendant PELGAS 2014 ont été effectuées avec une durée d'impulsion de 128  $\mu$ s. Un gain corrigé mesuré en bassin (19.46 dB) pour une durée d'impulsion de 256  $\mu$ s a été utilisé pour calibrer les mesures effectuées lors de cette étude. Pour tenir compte des changements de gain avec la profondeur, ce gain a été multiplié par la pente de la relation linéaire entre les gains du sondeur et la profondeur, établie à partir des calibrations *in situ* réalisées pendant PELGAS 2014 avec une durée d'impulsion de 128  $\mu$ s (Figure 2.4).

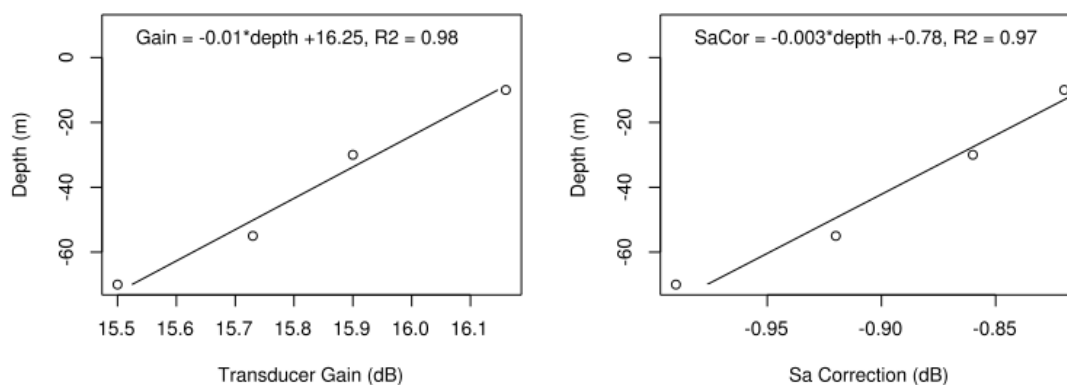


FIGURE 2.4 – Variation du gain du transducteur (en décibel) et de la correction de Sa (indice de réflexion surfacique, en  $m^2.m^{-2}$ ) du sondeur de l'EROC avec la profondeur, pour une durée d'impulsion de 128  $\mu$ s

Les sondeurs de coque ont été calibrés selon une procédure standard durant la campagne PELGAS 2014 (Demer et al., 2015).

### 2.2.2 Échantillonnage biologique

Les échantillonnages biologiques ont été effectués à l'aide d'un chalut mésopélagique et d'un filet Methot Isaac Kidd (MIK) circulaire. Les caractéristiques de ces deux filets sont présentées dans la Table 2.2. Trois pêches au chalut mésopélagique (deux à 25m, une à 70m) ainsi que deux pêches au filet MIK (une à 20m, l'autre à 70m) ont été effectuées à proximité de la zone échantillonnée par acoustique. Les captures de ces deux engins

étant similaires, les densités de chaque organisme obtenu ont été moyennées entre les deux engins pour chaque profondeur.

TABLEAU 2.2 – Caractéristiques des filets utilisés pour l'échantillonnage biologique

	Taille de maille ( $\mu\text{m}$ )	surface d'ouverture ( $\text{m}^2$ )	longueur (m)
filet MIK	1600/500	3.14	13
chalut mésopélagique	$\geq 4000$	estimé à 25	$\approx 50$

### 2.2.3 Traitement des données acoustiques

#### Classification multifréquentielle

Dans un premier temps, nous avons étudié la variabilité fréquentielle à échelle locale en discriminant les différents groupes de réponses fréquentielles présents dans la colonne d'eau. Ces réponses acoustiques ont été obtenues en appliquant la méthode ACM-KM développée par Remond (2015) aux données multi-fréquentielles des sondeurs de coque. La classification ACM-KM inclut 4 étapes (Remond, 2015) :

- Standardisation des données acoustiques en soustrayant au  $s_v$  de chaque cellule à chaque fréquence le  $s_v$  moyen de la fréquence sur toutes les données considérées ( $\overline{s_v f}$ ), le  $s_v$  standardisé ( $s_{v\ std}$ ) de la cellule  $i$  à la fréquence  $f$  s'écrit ainsi :  $s_{v\ if\ std} = s_{v\ if} - \overline{s_v f}$
- Discrétisation des données acoustiques à l'aide d'un tableau disjonctif complet (Lebart et al., 1995). Les données sont réparties, pour chaque fréquence, en 5 catégories de taille variable. Ces catégories sont construites en séparant en 5 parts égales l'écart entre les niveaux maximum et minimum du jeu de donnée standardisé pour cette fréquence. Les données sont ensuite réparties, pour chaque fréquence, dans ces catégories en fonction de leurs niveaux.
- Application d'une Analyse en Composantes Principales (ACP, Lebart et al., 1995) sur les données discrétisées pour ordonner les cellules d'EI dans un espace factoriel compromis.
- Application d'une segmentation de type *K-means* (KM, Everitt et al., 1993) aux coordonnées des individus dans l'espace factoriel. Le nombre de classes  $K$  est choisi empiriquement de façon à ce que les cellules appartenant à un même groupe aient une réponse fréquentielle semblable (minimisation de la variance intra-groupe), et que les réponses fréquentielles médianes par groupes soient les plus contrastées possibles entre les groupes (maximisation de la variance inter-groupe).

#### Comparaison de l'effet du volume échantillonnées sur les données acoustiques

Dans un second temps, nous avons étudié l'effet du volume échantillonné sur les données acoustiques en comparant les données acoustiques mesurées par le sondeur 70

kHz de l'EROC et le sondeur 70 kHz de coque. Les différences de volume échantillonné entre ces deux sondeurs entre 20 et 30m pour un EROC à 20 m de profondeur sont présentées dans la Table 2.3.

Nous avons d'abord testé l'existence d'une différence significative entre les densités acoustiques moyennes collectées avec le sondeur de coque et celui de l'EROC à l'aide d'un test non paramétrique de Wilcoxon apparié (Bauer, 1972), ainsi qu'en comparant visuellement les échogrammes écho-intégrés des données acquises par les deux sondeurs en soustrayant l'échogramme en  $S_v$  de l'EROC à celui du sondeur 70 kHz de coque.

Ensuite nous avons testé l'hypothèse d'une différence significative de variances entre les densités acoustiques en comparant, pour chaque séquence, les intervalles de confiance, obtenue par "bootstrap" (Efron and Tibshirani, 1994), autour des valeurs de variance de chaque sondeur. Nous avons de plus commenté les potentielles différences de répartitions des valeurs de  $S_v$  en comparant visuellement leurs distributions.

TABLEAU 2.3 – Volume échantillonné ( $V_0$ ) par le faisceau acoustique du sondeur 70 kHz de l'EROC et celui de la Thalassa, en fonction de l'éloignement au sondeur de l'EROC lorsque celui-ci est stabilisé à 20m de profondeur. Les volumes sont calculés à partir des résultats d'une écho-intégration de deux pings sur l'axe horizontal et d'un mètre sur l'axe vertical.

Distance à l'EROC (m)	$V_0$ EROC ( $m^3$ )	$V_0$ Thlassa ( $m^3$ )
1.5	0.10	6.0
5	0.72	8.9
10	2.61	14.1

### Mesure de TS

Dans un troisième temps, nous nous sommes intéressés aux mesures d'indices de cibles individuelles (*Target Strength*, TS) acquises durant les plongées de l'EROC, et de leurs correspondances avec les organismes échantillonnés. Pour cela nous avons comparé les mesures de TS effectué à 70 kHz avec des valeurs de la littérature pour des organismes similaires à ceux échantillonnés. Les cibles individuelles ont été sélectionnées en utilisant l'algorithme de MOVIES3D (Trenkel et al., 2009), présenté dans Doray et al. (2016a) et basé sur les travaux de (Soule et al., 1997) (revu par Ona et al., 1999). Les paramètres que nous avons utilisés pour l'extraction et le suivi ("tracking") des TS sont présentés dans le tableau 2.4. Pour éviter les doubles détections, nous avons uniquement conservé les cibles ayant été "traquées" sur deux pings ou plus.

À partir de ces valeurs de TS ainsi obtenu, nous avons pu extrapoler une densité théorique permettant d'expliquer le  $S_v$  médian de la couche à 70 kHz, selon la formule :

$$\overline{S}_v = \overline{TS} + 10 * \log_{10}(\text{Densité}) \quad (2.1)$$

TABLEAU 2.4 – Paramètres d'acquisitions et de suivis ("tracking") de la réponse acoustique de cibles individuelles (*Target Strength*, TS).

Paramètres	
Seuil minimum	-75 dB
Longueur d'écho Min et Max	[0.8–1.8]
Maximum de compensation du gain	3 dB
Déviation de phase maximal	8
Vitesse maximum des cibles	0.5 $m.s^{-1}$
Écart maximum entre 2 détections	2 pings



## 2.3 Résultats

### 2.3.1 Échantillonnages biologiques

Les captures des filets étaient dominées par des salpes à 25 m ( $0.29 \text{ ind.m}^{-3}$ ) comme à 70 m ( $0.14 \text{ ind.m}^{-3}$ ) de profondeur (Table 2.5). Les salpes formant des chaînes de plusieurs dizaines d'individus (Wiebe et al., 2010), la densité de ces chaînes elle-même est difficile à estimer. Le reste des captures était composé d'organismes gélatineux (cténares et méduses) en densité plus faible (respectivement  $0.012$  et  $0.025 \text{ ind/m}^3$  à 25 et 70 m pour les cténares et  $0.0006$  et  $0.0003 \text{ ind.m}^{-3}$  à 25 et 70 m pour les méduses), et des juvéniles de merlan (*Merlangus merlangus*) de 3 à 4 cm de long, échantillonnés en densité similaire à 25 et 65 m (respectivement  $0.001$  et  $0.0007 \text{ ind.m}^{-3}$ ).

TABLEAU 2.5 – Densités et taille moyennes des différents organismes échantillonnés en fonction de la profondeur

Taxon	Densité moyenne à 25 m	Densité moyenne à 70 m	Taille moyenne (cm)
Cténares ( <i>Beroe sp.</i> )	$0.012 \text{ ind.m}^{-3}$	$0.025 \text{ ind.m}^{-3}$	0.5
Salpes ( <i>Salpa sp.</i> )	$0.29 \text{ ind.m}^{-3}$	$0.14 \text{ ind.m}^{-3}$	3.5
Méduses ( <i>Aequorea forskalea</i> et <i>Cyanea lamarckii</i> )	$0.0006 \text{ ind.m}^{-3}$	$0.0003 \text{ ind.m}^{-3}$	12
Juveniles de merlan ( <i>Merlangus merlangus</i> )	$0.001 \text{ ind.m}^{-3}$	$0.0007 \text{ ind.m}^{-3}$	3.5

### 2.3.2 Classification multifréquentielle

La zone d'étude présentait des réponses acoustiques très contrastées en fonction de la fréquence (voir les échogrammes Figure 2.5). La réponse à 18 kHz était inférieure à -70dB sur l'intégralité de l'échogramme, sauf à l'intérieur de quelques bancs de poissons. L'échogramme à 38 kHz présentait un niveau général élevé, dont une zone plus dense dans sa partie gauche. L'échogramme à 70 kHz présente lui aussi une réponse globale forte. Il est caractérisé par une couche dense située au-dessus de 30m. Les réponses aux hautes fréquences (120, 200, 333 kHz) sont similaires entre elles, avec une couche plus dense près de la surface à gauche de l'échogramme et une réponse moyenne ailleurs.

La succession des observations aux différentes profondeurs est représentée sur l'échogramme moyen (moyenne en échelle naturelle de la réponse acoustique pour chaque fréquence) de la zone d'étude combinant les échogrammes aux différentes fréquences (Figure 2.6). La répartition des groupes de l'ACM-KM est représentée sur le panneau du bas de la Figure 2.6, et leur réponse fréquentielle est représentée sur la



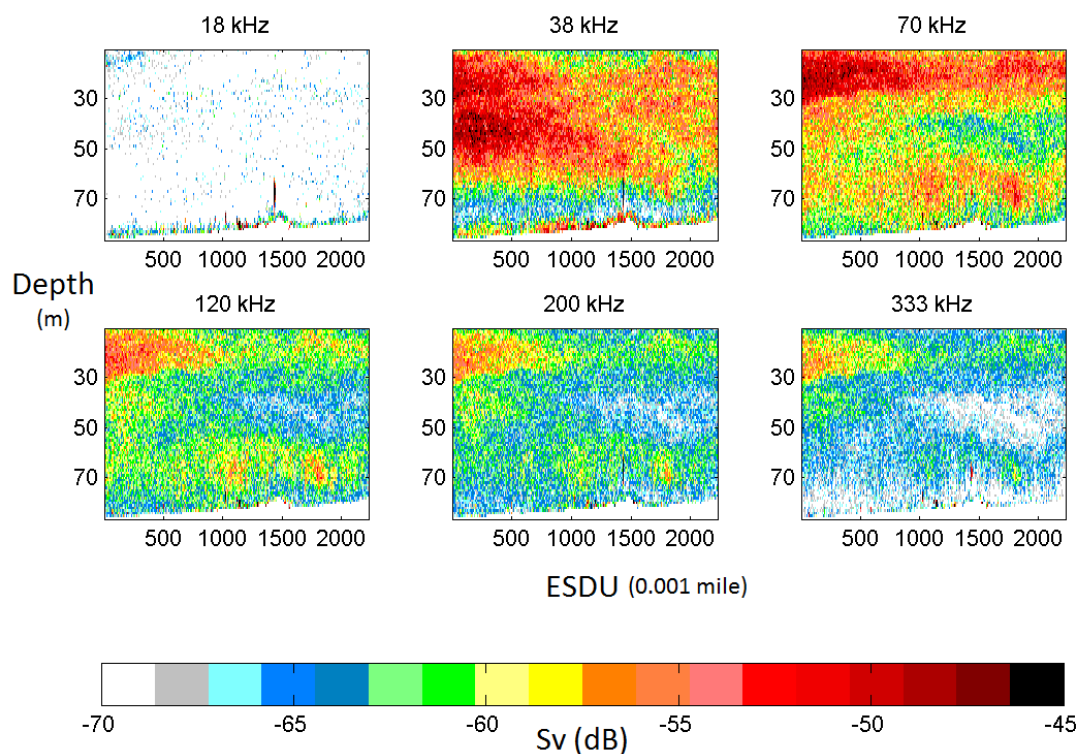


FIGURE 2.5 – Echogrammes à 18, 38, 70, 120, 200 et 333 kHz de la zone d'étude.

Figure 2.7.

Un total de 5 groupes (dont un groupe "nul", le groupe 2, représentant le fond et les échos sous le seuil de détection) a été sélectionné pour segmenter la zone en couche diffusante présentant une réponse acoustique contrastée. Les groupes 1 et 5 occupent de larges portions de l'échogramme, avec une réponse similaire, caractérisée par un pic à 38 kHz. Ils sont difficilement distinguables l'un de l'autre et englobent l'intégralité de la séquence 3 ainsi qu'une partie de la séquence 2. Le groupe 4 correspond à une couche proche du fond, avec un niveau relativement plus faible que celui des autres groupes et un pic à 70 kHz; il n'a été échantillonné ni par les filets ni par le sondeur de l'EROC. Le groupe 3 englobe le centre de la couche située en haut à droite de l'échogramme moyen (panneau du haut de la Figure 2.6), ainsi que quelques bancs de poissons. Sa réponse fréquentielle est caractérisée par un niveau global élevé et un pic entre 38 et 70 kHz. Ce cluster représente l'intégralité de la couche échantillonnée par l'EROC sur la séquence 1, ainsi qu'une partie de la couche échantillonnée par l'EROC sur la séquence 2. Tous les clusters présentent un maximum à 38 ou 70 kHz, qui pourrait correspondre à des pics de résonance et donc des réponses d'organismes porteurs d'inclusion gazeuse.

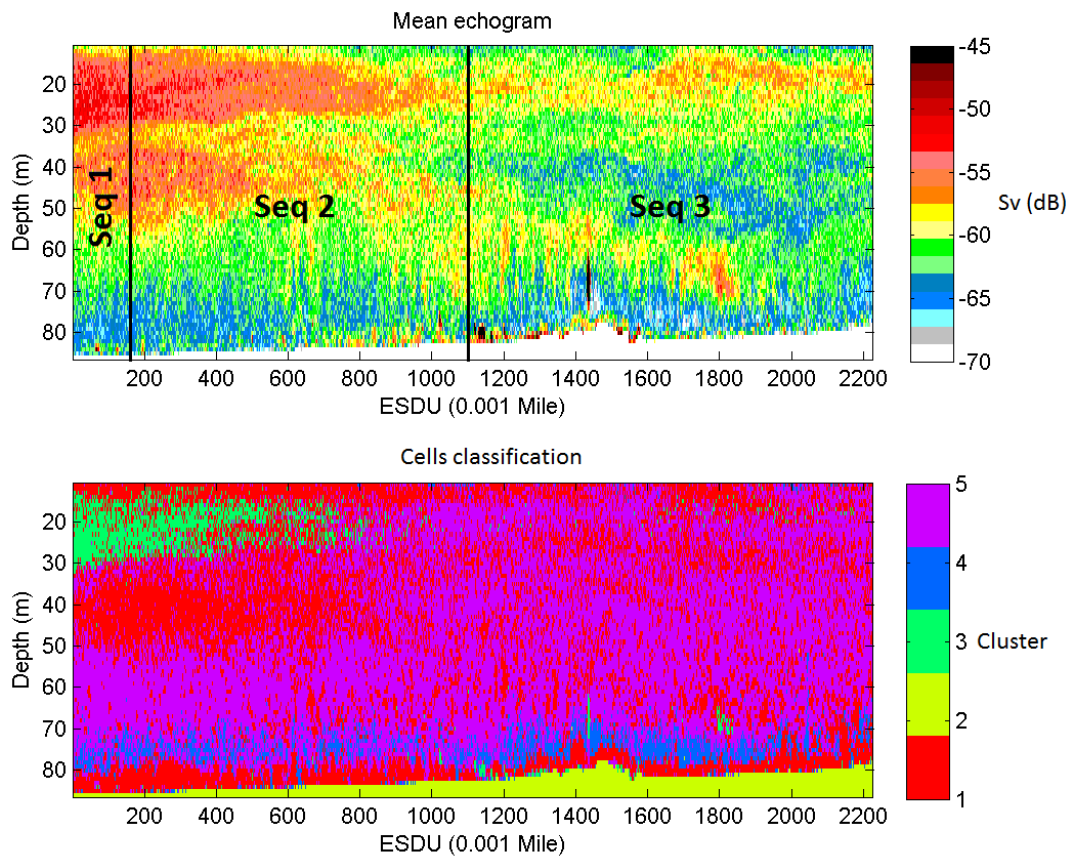


FIGURE 2.6 – Panneau du haut : échogramme moyen (moyenne en échelle naturelle de toute les fréquences) combinant la réponse acoustique de toutes les fréquences des sondeurs de coque de la Thalassa et représentant les 3 séquences d'échantillonnages. Panneau du bas : appartenance des cellules d'écho-intégration aux groupes définis par l'ACM-KM.

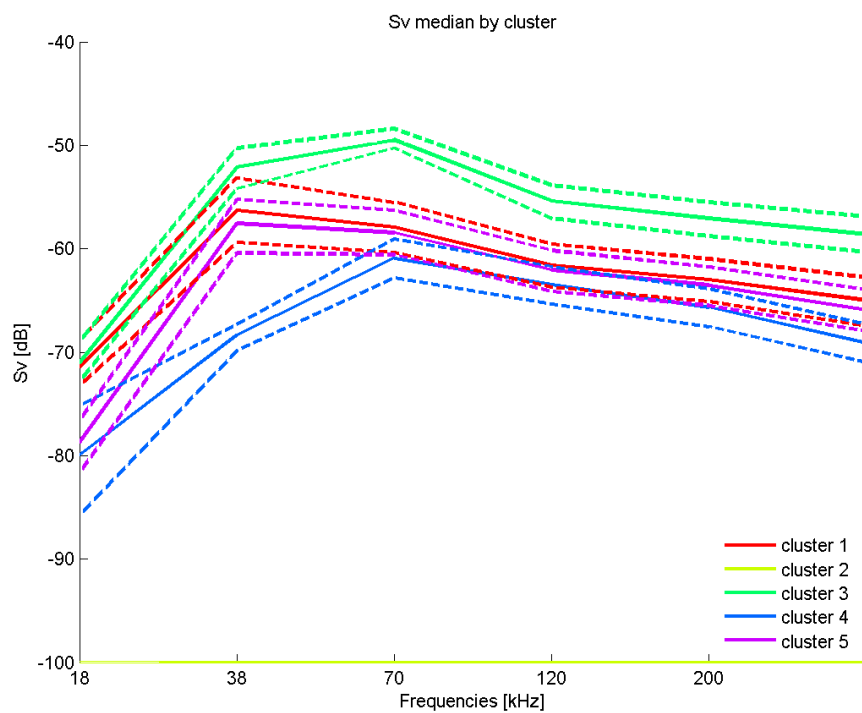


FIGURE 2.7 – Réponse fréquentielle médiane et quantiles 25% et 75% de chaque groupe de l'ACM-KM

### 2.3.3 Comparaison coque/EROC

Les Figures 2.8, 2.9 et 2.10 présentent les résultats de la comparaison entre les densités acoustiques mesurées par le sondeur de coque à 70 kHz et le sondeur de l'EROC. Les échogrammes des différences entre les  $S_v$  de coque et de l'EROC (panneaux en bas à droite des figures 2.8, 2.9 et 2.10) révèlent peu de différences, à l'exception de quelques zones dans les séquences 1 et 2 où le  $S_v$  de l'un des sondeurs est systématiquement différent du  $S_v$  de l'autre.

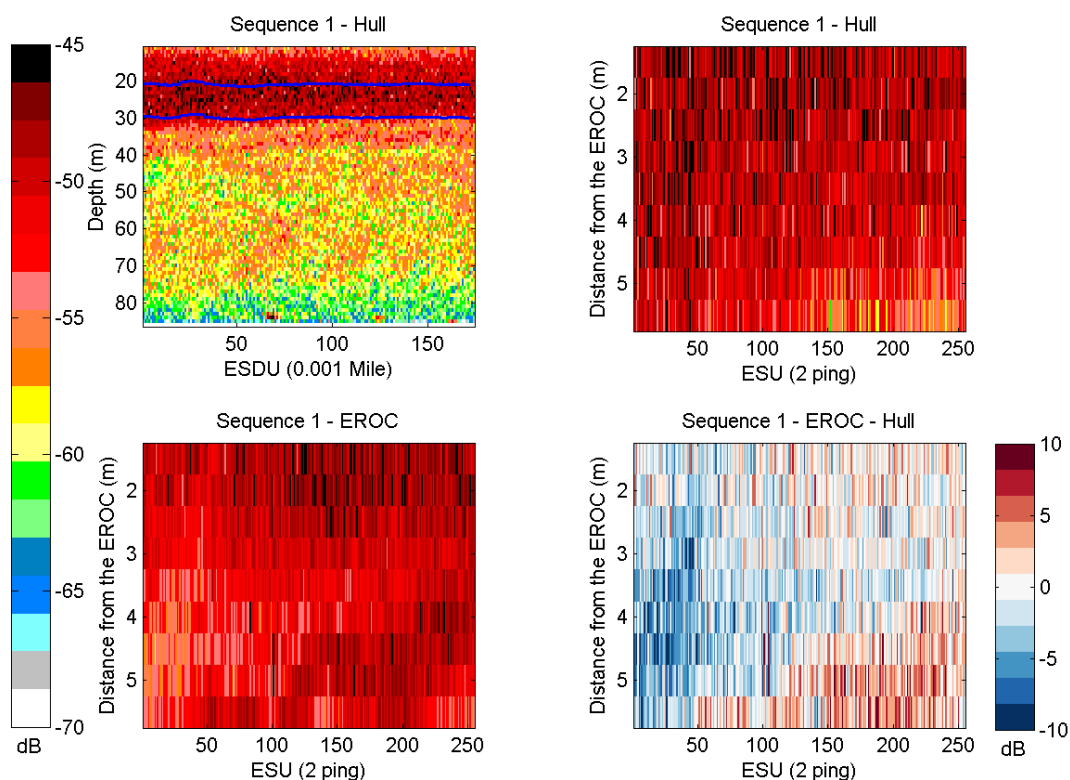


FIGURE 2.8 – Séquence 1, comparaison des densités acoustiques mesurées par les sondeurs 70kHz de Thalassa et de l'EROC. En haut à gauche : échogramme du sondeur de coque pour la séquence 1, en bleu : borne supérieure et inférieure de la zone échantillonnée par le sondeur de l'EROC. En haut à droite : densités acoustiques mesurées par le sondeur de coque entre les bornes échantillonnées par l'EROC. En bas à gauche : densités acoustiques mesurées par l'EROC. En bas à droite : différence entre les densités acoustiques mesurées par l'EROC et Thalassa.

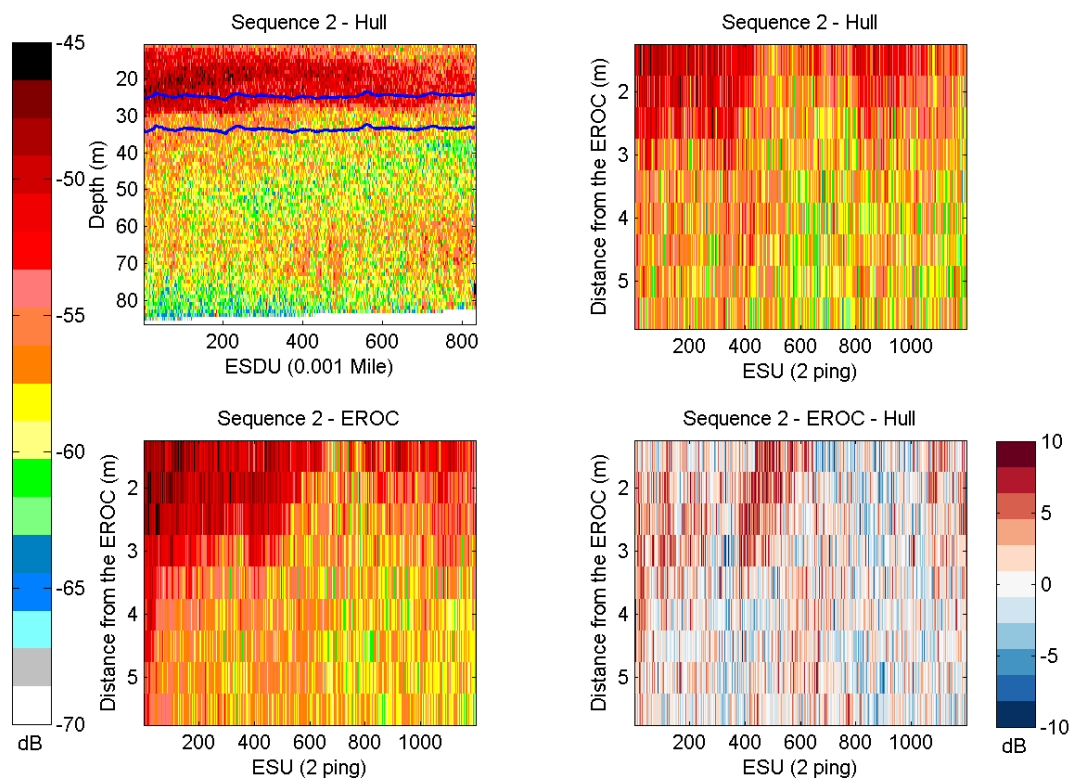


FIGURE 2.9 – Séquence 2, comparaison des densités acoustiques mesurées par les sondeurs 70kHz de Thalassa et de l'EROC. En haut à gauche : échogramme du sondeur de coque pour la séquence 2, en bleu : borne supérieure et inférieure de la zone échantillonnée par le sondeur de l'EROC. En haut à droite : densités acoustiques mesurées par le sondeur de coque entre les bornes échantillonnées par l'EROC. En bas à gauche : densités acoustiques mesurées par l'EROC. En bas à droite : différence entre les densités acoustiques mesurées par l'EROC et Thalassa.

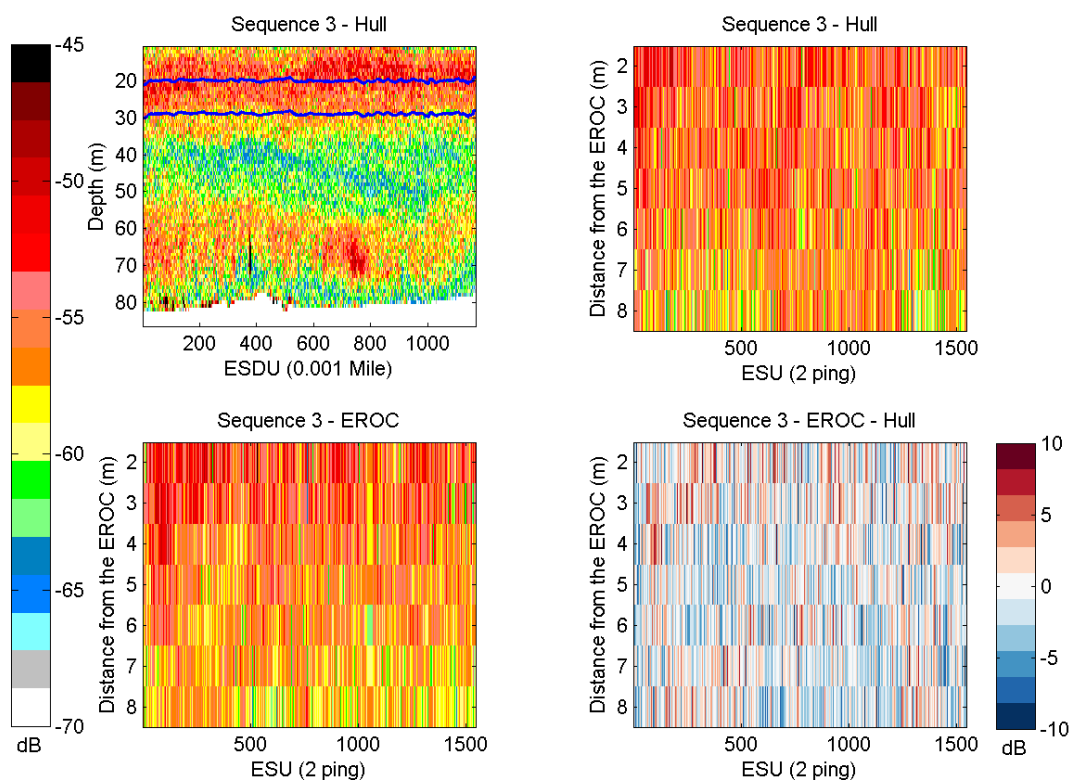


FIGURE 2.10 – Séquence 3, comparaison des densités acoustiques mesurées par les sondeurs 70kHz de Thalassa et de l'EROC. En haut à gauche : échogramme du sondeur de coque pour la séquence 3, en bleu : borne supérieure et inférieure de la zone échantillonnée par le sondeur de l'EROC. En haut à droite : densités acoustiques mesurées par le sondeur de coque entre les bornes échantillonnées par l'EROC. En bas à gauche : densités acoustiques mesurées par l'EROC. En bas à droite : différence entre les densités acoustiques mesurées par l'EROC et Thalassa.

Les tests de Wilcoxon appariés révèlent une différence significative entre les niveaux moyens de  $S_\nu$  du sondeur de l'EROC et celui de la Thalassa (pvalue < 0.05). Néanmoins, cette différence est faible en valeur absolue (respectivement -0.47, 0.86 et -0.34 pour les séquences 1, 2 et 3).

Les histogrammes de répartitions des  $S_\nu$ , pour les deux sondeurs et les trois séquences, sont présentés en Figure 2.11 tandis que les valeurs de variances, ainsi que leurs intervalles de confiance calculée par "bootstrap" sont présentés dans le tableau 2.6.

Nous pouvons noter que les distributions en  $S_\nu$  des séquences 1 et 3 sont similaires entre le sondeur de l'EROC et celui de coque. De plus dans ces deux cas l'étalement de la distribution sur les histogrammes et les valeurs de variance sont plus élevés pour le sondeur de coque que pour le sondeur de l'EROC. Les intervalles de confiance autour des variances des deux sondeurs se chevauchent uniquement dans la séquence 3.

La distribution des  $S_\nu$  acquis par le sondeur de l'EROC sur la séquence 2 présente deux modes, qui ne sont pas observables sur les données acquises par le sondeur de coque, même si la distribution des  $S_\nu$  du sondeur de coque présente bien un déséquilibre en faveur de valeurs plus fortes. Cette différence de distribution entraîne des ordres de grandeur de variances plus élevés que celle deux autres séquences (10-11 vs. 6-7, voir tableau 2.6), et une variance plus élevée pour l'EROC que pour le sondeur de coque.

TABLEAU 2.6 – Variance de la répartition des valeurs de  $S_\nu$  (intensité acoustique), ainsi que leurs intervalles de confiance à 5% et 95%, de l'EROC et du sondeur de coque de la Thalassa en fonction de la séquence d'échantillonnage.

Séquence	Variance du sondeur de l'EROC	Variance du sondeur de coque
1	5.88 [5.41, 6.78]	7.62 [7.18, 8.13]
2	11.41 [11.13, 11.70]	10.03 [9.76, 10.32]
3	5.91 [5.74, 6.10]	6.22 [6.06, 6.40]

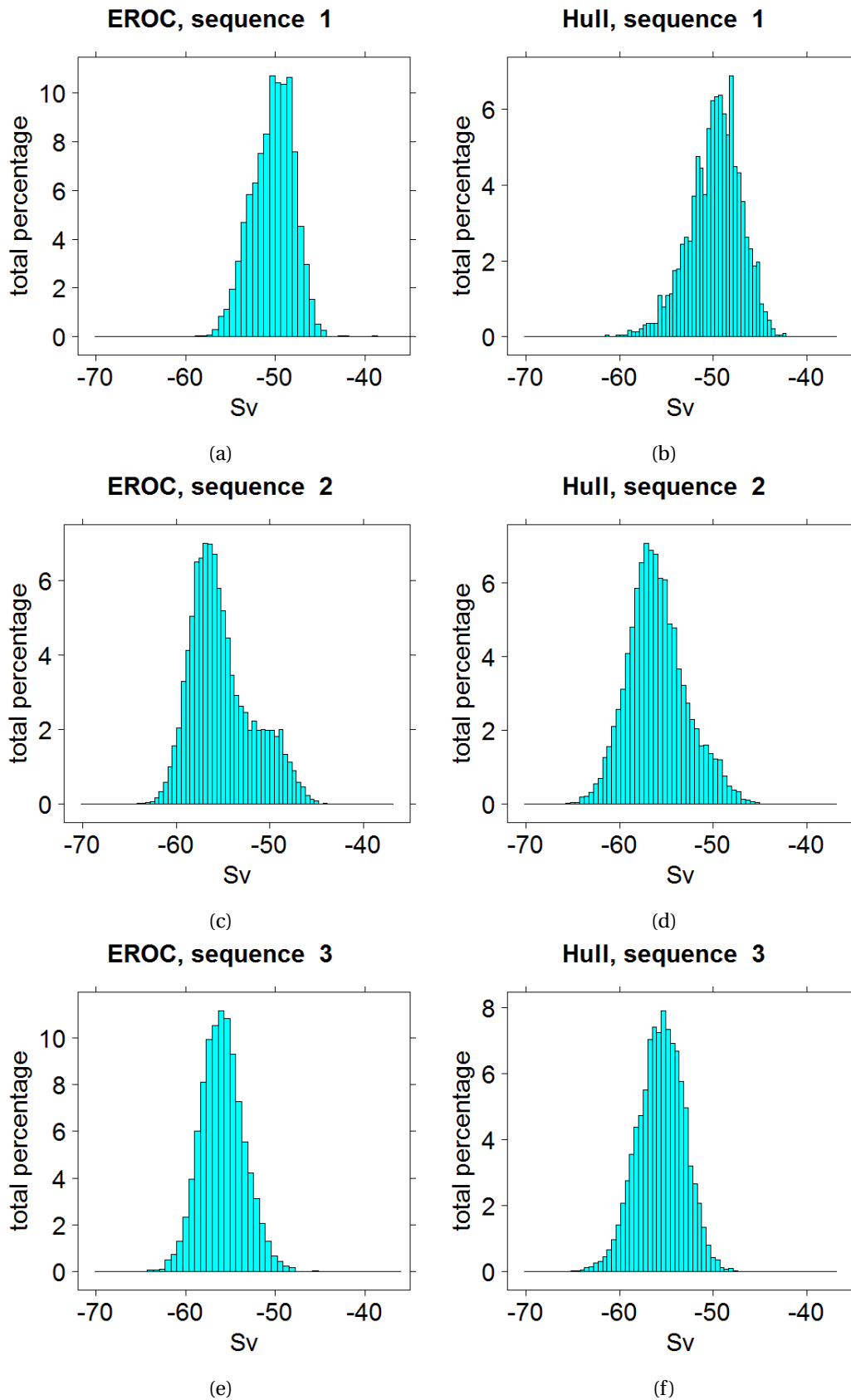


FIGURE 2.11 – Histogrammes des intensités acoustiques ( $Sv$ ) mesurées par le sondeur de coque (Hull) et le sondeur de l'EROC, Figure (a) et (b) pour la séquence 1, (c) et (d) pour la séquence 2 et (e) et (f) pour la séquence séquence 3

### 2.3.4 Analyse des cibles individuelles

Les histogrammes de TS mesurés par l'EROC à 70 kHz pour la séquence 2 et 3 sont présentés sur la Figure 2.12. Uniquement 5 TS traqués ont pu être détectés sur la séquence 1 (-64 dB de moyenne), ceux-ci ne sont pas assez nombreux pour pouvoir tirer des conclusions sur la potentielle composition en organismes de cette séquence. Les histogrammes des deux autres séquences présentent des répartitions légèrement différentes (Figure 2.12) : si les deux séquences présentent un maximum d'occurrences de TS autour de -70 dB, les TS de la séquence 2 présentent une répartition plus large que les TS de la séquence 3, notamment vers les plus fortes valeurs. La moyenne des TS mesurée entre la séquence 2 et 3 ne diffère que de 1 dB (respectivement -70.3 dB et -71.4 pour les séquences 2 et 3). Si les réflecteurs détectés ici étaient à l'origine de la totalité de la réponse acoustique en  $S_v$  des couches échantillonnées par l'EROC (-55.13 et -55.93 dB pour les séquences 2 et 3), il y en aurait respectivement 23.7 et 29.8  $ind/m^{-3}$  pour les séquences 2 et 3.

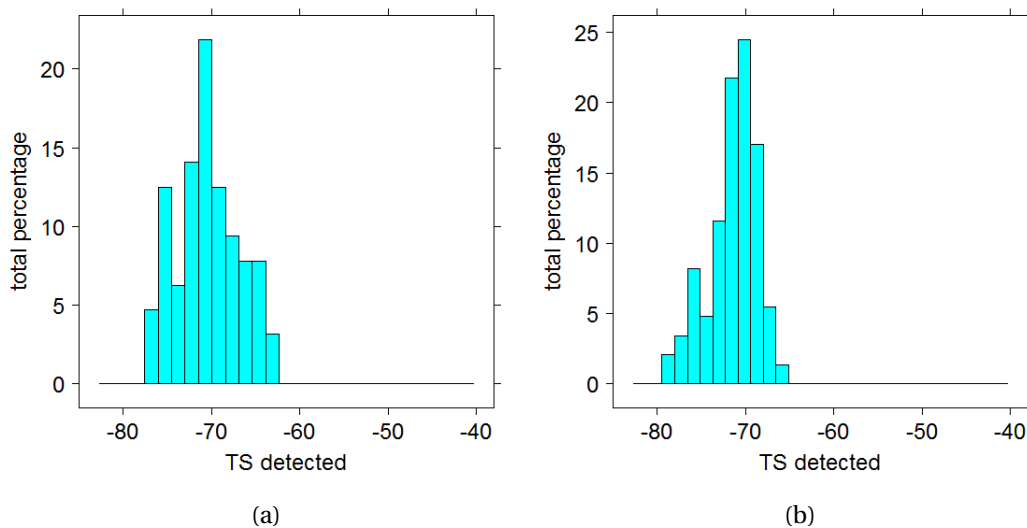


FIGURE 2.12 – Histogrammes des indices de cibles (TS) mesurés pour la séquence 2 (a) (64 détections) et séquence 3 (b) (147 détections)



## 2.4 Discussion

Les différences de variances entre les densités acoustiques mesurées par le faisceau du sondeur de coque et celui plus étroit de l'EROC sont significatives, mais, sur les trois séquences considérées, seule la séquence 2 présentait un ratio de variance en faveur de l'EROC. De plus la différence de variance en faveur du sondeur de l'EROC pour la séquence 2 a plus de chances d'être due à une différence spatiale, comme un défaut dans la prise en compte du décalage entre le sondeur du bateau et celui de l'EROC, qu'à une réelle différence de niveau entre les deux sondeurs (voir Figure 2.9). Ce résultat suggère que le volume échantillonné n'a potentiellement pas d'influence sur la variance du  $S_v$  de la couche diffusante dense observée lors de la campagne PELGAS2014.

Les mesures de TS réalisées au sein des mêmes couches indiquent que les réflecteurs qui les produiraient présenteraient une densité élevée, entre 23 et 30  $ind/m^{-3}$  pour un TS moyen autour de -71 dB à 70 kHz, sur les parcours 2 et 3. Ces deux parcours présentaient un  $S_v$  moyen similaire, mais des densités de réflecteurs différentes, ainsi le  $S_v$  de ces deux parcours n'était peut-être pas entièrement dû aux mêmes réflecteurs, et un changement dans la composition de réflecteurs a pu se produire entre les deux séquences. Cette hypothèse est renforcée par la répartition en deux modes des valeurs de  $S_v$  de la séquence 2 (Figure 2.11 (c)). Ce changement pourrait être dû à la différence de niveau et de réponse fréquentielle entre le groupe 3 (Figure 2.6 et 2.7) présent dans la séquence 2 et les groupes 1 et 5, présents dans les séquences 2 et 3.

Les TS détectés pourraient être produits par des chaînes de salpes (Wiebe et al., 2010), mais malgré leurs occurrences élevées dans les captures, leurs densités dans les filets sont très inférieures à celles estimées par acoustique, alors que les salpes présentent généralement une forte capturabilité (aucune faculté d'évitement et un corps relativement solide pour des gélatineux). Quelques chaînes de salpes ont bien été observées à l'aide de la caméra vidéo de l'EROC, mais dans des densités bien inférieures. De plus, la classification ACM-KM a permis de montrer que la réponse acoustique de la zone d'étude était plutôt dominée par des réponses de réflecteurs résonants, caractérisés par des bulles de petite taille (entre 1 et 0.3 mm) qui résonneraient autour de 38 ou de 70 kHz près de la surface. Les poissons échantillonnés dans la zone présentaient une faible densité et des vessies natatoires de plusieurs millimètres. Il est donc peu probable qu'ils aient produit les CDD observées dans la zone. Il semble donc que, comme dans l'étude de Remond (2015), les différents réflecteurs résonants à l'origine de ses couches n'aient pas été échantillonnés par les filets.

Il faut noter que les CDD observées dans notre étude présentaient un maximum entre 38 et 70 kHz, qui correspondrait potentiellement à des pics de résonances, pour

des fréquences plus élevées que ceux étudiés par Remond (2015). La réponse des couches diffusantes de Remond (2015) présentait un maximum entre 18 kHz et 38kHz et étaient probablement dominées par des réflecteurs présentant de plus grosses inclusions gazeuses.

La méthode développée dans notre étude devrait être appliquée à d'autres couches diffusantes, notamment à plus grandes profondeurs, où le volume échantillonné par les sondeurs de coque est plus important. Ceci permettrait de valider dans d'autres conditions que les CDD observées dans le GdG au printemps peuvent être produites par une majorité d'organismes porteurs d'une bulle de gaz de taille inférieure ou égale au millimètre.

En conclusion, cette étude a montré que la réponse des CDD du GdG n'est pas toujours due à des organismes GB présents en petits nombres, présentant une réponse acoustique importante masquant les autres réflecteurs. Elles peuvent aussi être produites par une densité importante de petits réflecteurs GB. Ces petits réflecteurs GB pourraient être tout aussi difficiles à échantillonner que les gros, s'il s'agit par exemple de bulles piégées dans le phytoplancton (Selivanovsky et al., 1996), de petits siphonophores (Benfield et al., 2003; Lavery et al., 2007), ou de larves de poisson (García-Seoane et al., 2016). La validation de cette hypothèse nécessiterait d'échantillonner le plus exhaustivement possible des CDD dans une zone spatiale réduite, avec des filets, mais aussi des outils optiques (Benfield et al., 2003; Kloser et al., 2016) afin d'échantillonner des organismes potentiellement fragiles et/ou agiles.

Le volume échantillonné ne semblant pas impacter fortement la densité acoustique mesurée dans les CDD, les sondeurs de coque pourraient continuer à être utilisés afin de caractériser par acoustique ces couches. Cependant, l'utilisation de sondeurs large bande serait nécessaire afin de définir précisément la position et le niveau du pic de résonance. Ceci permettrait en effet d'estimer précisément la taille des bulles (Stanton et al., 2012), et de formuler des hypothèses plus précises sur la nature des réflecteurs correspondants.

Un nouveau protocole répondant à ces critères a été établi sur la base des résultats présentés dans ce chapitre. Le chapitre suivant présente les résultats de l'application de ce nouveau protocole à l'étude de CDD dans le GdG.

Ce chapitre a fait l'objet d'une présentation au Working Group on Fisheries Acoustics, Science and Technology (WGFAST) du Conseil International pour l'Exploration de la Mer en 2016 : "Acoustic sampling of Sound Scattering Layers (SSL) by hull mounted and Remote Operated Vehicle (ROV) echo-sounder", Arthur Blanluet, Doray Mathieu, Laurent Berger, Petitgas Pierre.

## **Chapitre 3**

# **Caractérisation de couches diffusantes du golfe de Gascogne par acoustique large bande, filets et vidéos**

*"Could one be sure of what might or might not linger even to this day in the  
lightless and unplumbed abysses of earth's deepest waters?"*

- Howard Phillips Lovecraft, *At the Mountains of Madness*



### 3.1 Résumé de l'article : "Characterization of sound scattering layers in the Bay of Biscay using broadband acoustics, nets and video"

Les travaux de [Remond \(2015\)](#) ont permis de mettre en évidence la prévalence des organismes porteurs de bulles de gaz (GB) dans la réponse acoustique des couches diffusantes du golfe de Gascogne (GdG). [Remond \(2015\)](#) a suggéré que les organismes à l'origine de la réponse acoustique des couches diffusantes seraient principalement des réflecteurs GB de relativement grande taille en faible densité. Dans le chapitre précédent, nous avons montré que la réponse acoustique de ces couches pouvait aussi être due à la présence de petits réflecteurs GB, en nombre important dans la colonne d'eau.

Jusqu'ici les études des couches diffusantes du GdG se basaient soit uniquement sur les données acoustiques ([Lezama-Ochoa et al., 2011](#); [Trenkel and Berger, 2013](#), chapitre 2 de [Remond, 2015](#)), soit sur des données acoustiques alliées à des échantillonnages biologiques non concluants (chapitre 4 de [Remond, 2015](#), le chapitre précédent). Nous avons tenté de mettre en œuvre dans ce chapitre une méthodologie alliant données acoustiques et échantillonnages biologiques pertinents pour identifier les organismes à l'origine de certaines couches diffusantes. Pour cela, nous avons réalisé un échantillonnage acoustique et biologique au large de la Bretagne, sur une zone de 2.5 miles de côté, lors de la campagne PELGAS 2016 ([Doray et al., 2016b](#)). De nouveaux outils d'échantillonnage tels que des sondeurs large bande et de la vidéo sous-marine ont été mis en œuvre pour la première fois lors de cette campagne. Nous présentons dans ce chapitre les résultats de l'analyse des données collectées lors de la campagne PELGAS 2016 et notamment les avancées dans :

- L'échantillonnage des réflecteurs à l'origine des couches diffusantes détectées par acoustique
- La comparaison de la réponse acoustique modélisée de ces réflecteurs à celle mesurée in situ par les sondeurs de Thalassa, en utilisant l'approche directe (voir paragraphe 1.2.1 du chapitre 1)
- L'évaluation des incertitudes des échantillonnages biologiques et acoustiques, ainsi que de la modélisation de la réponse acoustique théorique

Nous avons montré que la réponse acoustique des couches échantillonnées était dominée aux basses fréquences par celle des siphonophores, que nous pouvons séparer en deux classes de tailles (voir photographies de pneumatophores échantillonnés sur la Figure C.2 de l'annexe C) :

- de "grands" siphonophores, présentant un organe de flottaison (pneumatophore) de 1 à 2 mm de long, produisant théoriquement un pic résonance à des fréquences

acoustiques entre de 18 et 38 kHz. Ces siphonophores ont été échantillonnés uniquement par vidéo dans une couche diffusante située près du fond. Leur densité a été évaluée à environ  $0.1 \text{ ind.m}^{-3}$ .

- de "petits" siphonophores, présentant un pneumatophore d'environ 0.3 mm de long, produisant un pic de résonance entre 70 et 120 kHz. Ils ont été échantillonnés dans la couche de surface et leur densité a été évaluée à environ  $8 \text{ ind.m}^{-3}$ . Ces organismes étaient trop petits pour apparaître sur les enregistrements vidéos; ils n'ont pu être observés qu'au moyen d'outils de traitement des échantillons biologiques par imagerie, comme le ZooCAM (Colas et al., 2018).

La réponse à haute fréquence (>150 kHz) des couches diffusantes était dominée par des ptéropodes thécosomes de petite taille (0.75 mm de diamètre en moyenne) présentant de très fortes densités (environ  $5000 \text{ ind.m}^{-3}$ ) dans la couche de surface (0-50m).

Cette étude illustre l'utilité des nouveaux outils d'acoustique large bande pour caractériser par acoustique la distribution d'organismes porteurs de bulle de gaz résonantes millimétriques. L'acoustique large bande permet de détecter la présence et de résoudre précisément les pics de résonance, qui ne sont que grossièrement révélés par les sondeurs bande étroite. Par exemple, l'absence de large bande pour les fréquences 18 et 38 kHz dans cette étude ne nous a pas permis de caractériser le pic de résonance des grands siphonophores. Les pics de résonance des petits siphonophores étaient à l'inverse bien résolus avec les bandes de fréquence disponibles.

L'échantillonnage utilisé lors de la campagne PELGAS 2016 peut encore être amélioré. La réponse acoustique de la couche de fond était notamment mal expliquée par les captures. Cette étude a cependant permis de démontrer pour la première fois que des siphonophores porteurs de bulles de gaz pouvaient être les réflecteurs à l'origine de couches diffusantes denses (CDD) observées depuis deux décennies dans le GdG. Les siphonophores étant distribués très largement dans les océans, et difficilement échantillonnables avec d'autres outils que l'acoustique, ils pourraient être à l'origine de nombreuses CDD "fantômes" observées en routine lors de beaucoup de campagnes acoustiques, comme par exemple la couche échantillonnée dans le chapitre précédent. La combinaison originale d'acoustique large bande, de vidéo et d'imagerie développée dans cette étude pourrait être utilisée dans d'autres zones et à d'autres saisons. Ceci permettrait de fournir des connaissances nouvelles sur la distribution et l'écologie des siphonophores, dont l'influence sur les réseaux trophiques pélagiques pourrait être sous-évaluée.

## **3.2 Characterization of sound scattering layers in the Bay of Biscay using broadband acoustics, nets and video**

Article en cours de soumission à la revue "ICES Journal of Marine Science".

# Characterization of sound scattering layers in the Bay of Biscay using broadband acoustics, nets and video

Arthur Blanluet<sup>a,\*</sup>, Mathieu Doray<sup>a</sup>, Laurent Berger<sup>b</sup>, Jean-Baptiste Romagnan<sup>a</sup>, Naig Le Bouffant<sup>b</sup>, Sigrid Lehuta<sup>a</sup>, Pierre Petitgas<sup>a</sup>

<sup>a</sup> *Unité Écologie et Modèles pour l'Halieutique, Ifremer Nantes, Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44300 Nantes Cedex 3, France, arthur.blanluet@ifremer.fr, mathieu.doray@ifremer.fr, jean.baptiste.romagnan@ifremer.fr, sigrid.Lehuta@ifremer.fr, pierre.petitgas@ifremer.fr*

<sup>b</sup> *Service Acoustique Sous-marine et Traitement de l'Information, Ifremer Brest, Brest, France, laurent.berger@ifremer.fr, naig.le.bouffant@ifremer.fr*

---

## Abstract

Sound scattering layers (SSLs) are observed over a broad range of spatio-temporal scales and geographical areas, representing a large biomass likely involved in the biological carbon pump and the structure of marine trophic webs. Yet, the taxonomic composition remains largely unknown for many SSLs. To investigate the challenges of SSL sampling, we performed a survey in a small study area in the Northern Bay of Biscay (France) by combining broadband and narrowband acoustics, net sampling, imagery and video recordings. In order to identify organisms contributing to the observed SSLs, we compared measured frequency spectra to forward predicted spectra derived from biological data. Furthermore, to assess the confidence in SSL characterization, we evaluated uncertainties in modeling, acoustical and biological samplings. Here, we demonstrate for the first time that SSL backscatter in the Bay of Biscay can be dominated in springtime by resonant gas bearing organisms below 90 kHz, namely siphonophores and juvenile fishes and by pteropods at higher frequencies. Thus, we demonstrate the importance of broadband acoustics combined to nets, imagery and video to characterize resonant backscatterers and mixed mesozooplankton assemblages.

*Keywords:* Acoustic backscatter, broadband, uncertainty analysis, siphonophore, zooplankton

---

---

\*Corresponding author

*Email address:* arthur.blanluet@ifremer.fr, (+33) 2 40 37 41 64 (Arthur Blanluet)



### 3.2.1 Introduction

Mesozooplankton (0.2-20 mm, a majority of crustaceans, [Sieburth et al., 1978](#)), macrozooplankton (> 20 mm, mainly shrimp and gelatinous zooplankton, [Sieburth et al., 1978](#)) and micronekton (20-50 mm, mainly mesopelagic fish and other fish juveniles, [Brodeur et al., 2005](#)) are known to form extensive Sound Scattering Layers (SSLs, [Tont, 1976](#)) on the acoustic images (echograms) of ecosystems provided by echosounders.

These layers are commonly observed worldwide and represent a large biomass ([Irigoien et al., 2014](#); [Proud et al., 2018](#)). They are thought to play an important role in the biological carbon pump ([Davison et al., 2013](#)) and in the structure of marine trophic webs ([Banse, 1995](#); [Beaugrand et al., 2003](#)). Thus, assessing the evolution of SSL taxonomic composition would be of great interest in a context of climate change.

SSLs are generally composed of mixed species assemblages of great diversity in taxa, body size and acoustic backscattering, hence difficulties in sampling and identifying the species composing SSLs ([Mair et al., 2005](#)). Understanding i) the limits of each sampling method and ii) how these methods can complement one another is essential to determining SSL composition.

Net sampling is a traditional way to identify organisms composing SSLs, but it is discrete in time and space and highly dependent on target catchability, some organisms actively avoiding nets ([Kaartvedt et al., 2012](#)). Furthermore, nets generally destroy fragile organisms such as jellyfish. Optical sampling is a good way to evaluate the presence of fragile organisms, albeit with low range and small sampling volumes. Still, like nets, optical sampling is affected by avoidance and behavior of organisms ([Kloser et al., 2016](#)). Acoustic sampling is continuous over various spatial scales with good resolution. Acoustic sampling is however an indirect sampling method with low taxonomic resolution ([Benoit-Bird and Lawson, 2016](#)) and sensitivity to shadowing issues ([Stanton et al., 1994](#)). Additionally, the acoustic backscattering level of different types of scatterers is extremely variable ([Stanton et al., 1994](#)) and the strongest backscatterers not necessarily being the most abundant. Until recently, most SSL acoustic studies were conducted using narrowband, multi-frequency acoustics ([Mair et al., 2005](#); [Kloser et al., 2016](#); [Davison et al., 2015](#)). However, the emergence of broadband acoustics ([Demer et al., 2017](#)) as standard monitoring tools has the potential to improve species identification based on their broadband frequency spectra ([Stanton et al., 2012](#); [Jech et al., 2017](#); [Bassett et al., 2018](#)).

Previously, we observed ubiquitous dense SSLs during the PELGAS (PELagic GAS-cogne) acoustic survey which took place in springtime since 2000 ([Doray et al., 2018](#)). Still to date, the composition of these layers remained largely unknown. Interestingly

though, the presence of small gaseous targets in the Bay of Biscay water column was demonstrated by the detection of distinct acoustic resonance peaks (Lezama-Ochoa et al., 2011; Remond, 2015). Resonance occurs when gaseous inclusions increasingly vibrate upon insonification by a given frequency (Stanton et al., 2010; Ainslie and Leighton, 2011), inducing a dramatic increase in the backscatter of gas-bearing organisms (e.g. physonect siphonophores or small swimbladdered fish), relatively to their size (Kloser et al., 2016; Proud et al., 2018). Previous studies suggested that Biscay dense SSLs were mainly composed of fish larvae, gelatinous gas-bearing siphonophores or phytoplankton (Lezama-Ochoa et al., 2011; Trenkel and Berger, 2013). But no biological sampling had supported these conclusions.

In this study, we investigated the composition of SSLs observed on the continental shelf of the northwestern Bay of Biscay. We combined broadband acoustic data with alternative sampling methods, including optical and net recordings. Our goals were to (i) evaluate the input of broadband acoustics in SSL studies, (ii) improve the identification of organisms dominating the SSL backscattering by using a forward approach (Love, 1975), and (iii) investigate the various sources of uncertainty associated to each SSL characterization method.

### 3.2.2 Materials and Methods

#### Sampling

Sampling took place on the R/V Thalassa at the end of the PELGAS2016 survey (Doray et al., 2016b) in the Northern Bay of Biscay, between the 27<sup>th</sup> and the 28<sup>st</sup> of May. Surface and deep SSLs were sampled over a diel cycle in one area off south Brittany (Figure 3.1). Here, we present the daytime biological sampling and the corresponding acoustic data that were collected at speeds between 2 and 3 knots.

**Acoustic sampling** R/V Thalassa was equipped with two hull-mounted Simrad EK60 split-beam narrowband (*Continuous Wave*, CW) echosounders transmitting at 18 kHz and 38 kHz and four hull-mounted Simrad EK80 split-beam echo-sounders operated in broadband mode (*Frequency Modulated*, FM) transmitting from 47 kHz to 420 kHz in plural upward sweeps (Table 3.1). The 6 echosounders were set to ping sequentially at 2 pings per second (PPS) (i.e. one ping every 3 seconds in each band) to avoid cross-channel interferences. The transducers were located at 6m below sea surface. Acoustic data collected above 10 m deep were discarded to exclude the 18 kHz echosounder post transmit ringing and to ensure that acoustical data were collected within the far field of each echosounders.

Calibration was performed using the SIMRAD EK80 software (version 1.11.1) with

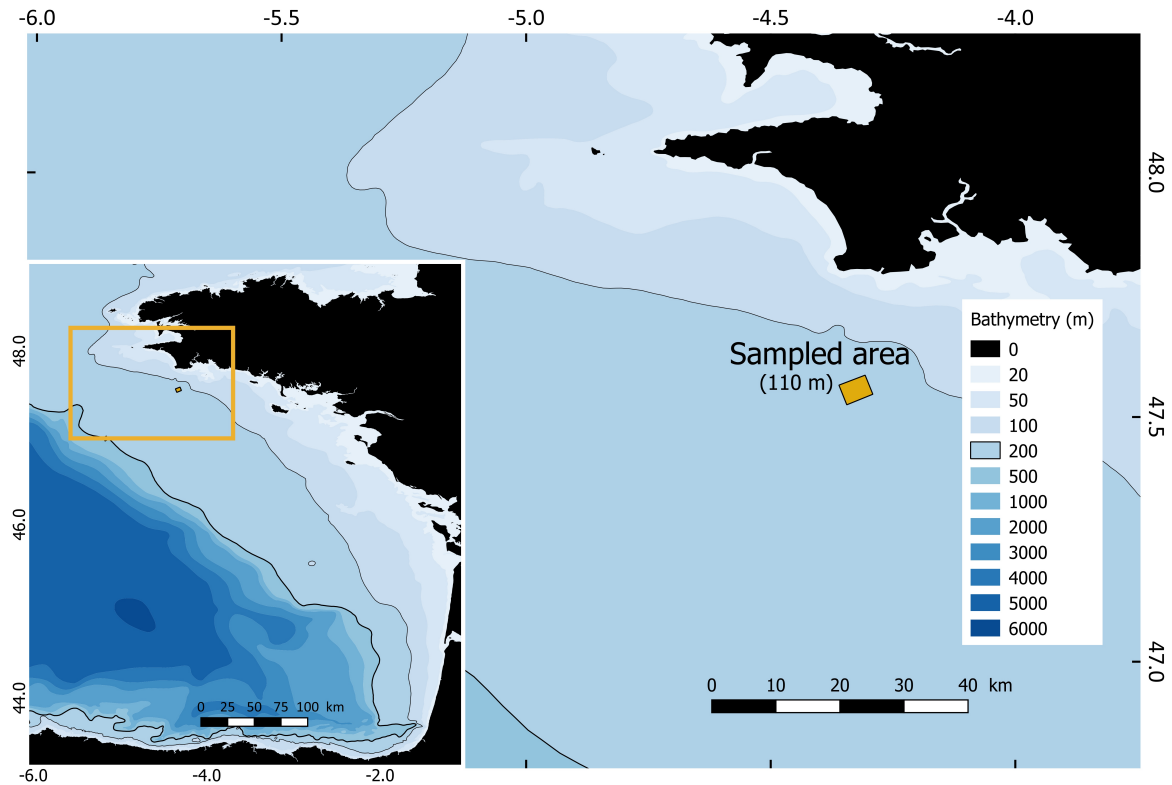


FIGURE 3.1 – Study area in the north-western Bay of Biscay

default calibration settings (Demer et al., 2015) (see details in appendix A). Frequency regions with noise spikes or where the calibration gain collapsed were removed from any further analysis (e.g. 240-260 kHz, part of 200 kHz and 333 kHz bandwidth when noise peak at depth interfered with the signal, Figure 1 in supplementary material). Due to its limited range, the 333 kHz band was not used in the cluster analysis.

EK80 broadband raw data were pre-processed using customized MATLAB codes developed at Ifremer to obtain measurements of frequency-dependent volume backscattering strength ( $S_v$ ,  $dB \text{ re } 1 \text{ m}^{-1}$ , Maclennan et al., 2002), following the 2016 USA–Norway EK80 Workshop recommendations (Demer et al., 2017). An important step in broadband data post-processing is the choice of the Fast Fourier Transform (FFT) window width (*i.e.* the amount of data points used to compute frequency spectra) (Bassett et al., 2018). Reducing the FFT window length increases the spatial resolution, but decreases the frequency resolution. The frequency resolution used here in the spectrum analysis was 2 kHz. A 0.6-Tukey shading window was applied to the data before applying the FFT to reduce the leakage of spectral analysis. The  $S_v$  spectra were extracted from pulse-compressed echograms (Figure 3.2) using 5 pings (10-12 m) x 1.5 m cells. This integration volume contained approximately 20 points, and was a trade-off between a stable frequency response (ideally around 100 points, De Robertis et al., 2010) and spatial resolution.

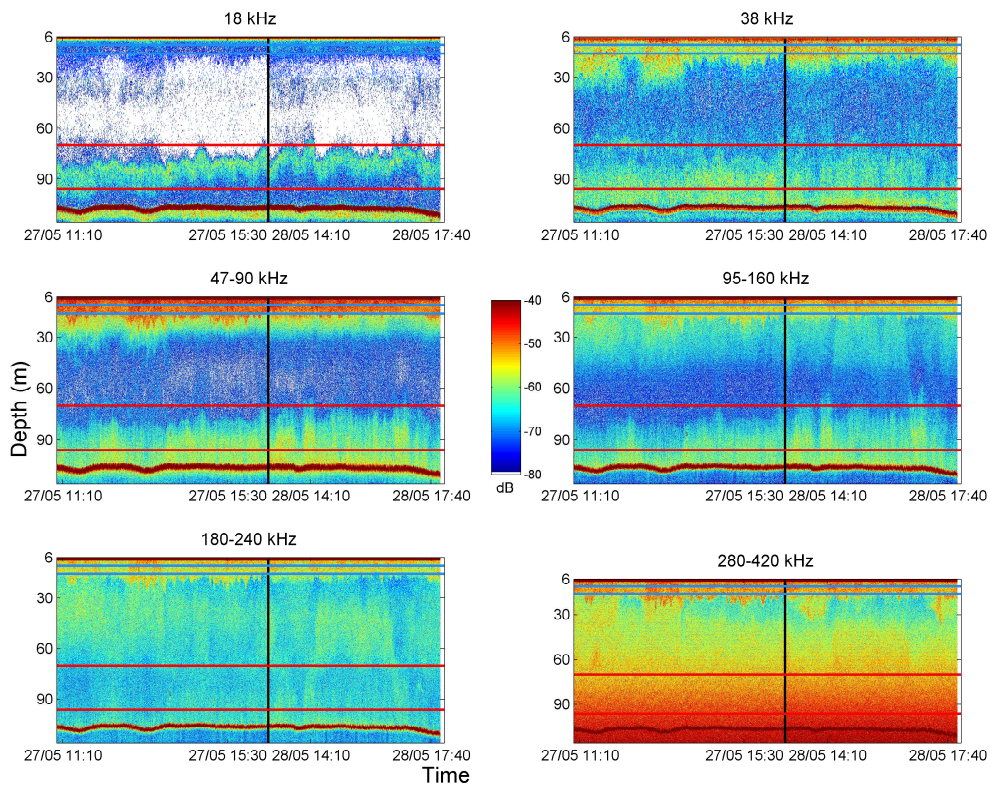


FIGURE 3.2 – Pulse compressed  $S_v$  echograms recorded during net tows. The vertical black line separate data collected on May, 27<sup>th</sup> and 28<sup>th</sup>. Blue and red horizontal lines represent the boundaries sampled surface and deep layers, respectively.

TABLEAU 3.1 – Echosounders settings

Transducer	ES18-11	ES38B	ES70-7C	ES120-7C	ES200-7C	ES333-7C
Signal	CW	CW	FM	FM	FM	FM
Ramping <sup>a</sup>	NA	NA	Fast	Fast	Fast	Fast
Bandwidth <sup>b</sup> (kHz)	18	38	47-90	95-160	180-240	280-420
Pulse duration <sup>b</sup> (ms)	1.024	1.024	2.048	2.048	2.048	2.048
Transmit power <sup>b</sup> (W)	2000	2000	600	200	90	40
Nominal opening <sup>c</sup>	11°	7°	7°	7°	7°	7°
Calibration sphere size (mm)	38.1	38.1	38.1	38.1	22.0	22.0
Calibration gains	PELGAS 2016	PELGAS 2016	PELGAS 2017	PELGAS 2017	IFREMER Brest Tank	IFREMER Brest Tank

<sup>a</sup>(Demer et al., 2017)

<sup>b</sup> value recommended by the manufacturer

<sup>c</sup> In FM mode, beam angles vary with frequency. We assumed that variable beam angle had no impact on the volume backscattering strength at frequency  $f$  ( $S_v(f)$ ) of SSLs (hypothesis of homogeneous target distribution).

**Biological sampling** Biological sampling was performed with a Methot Isaac Kidd (MIK) net for specimens over 2 mm and with a Multinet (Hydro-Bios, Germany) for individuals under 2 mm. Net characteristics are presented in Table 3.2, net tow depths and durations are presented in Table 1 in supplementary materials. All nets were equipped with a depth sensor. The multinet was equipped with 5 nets and an opening/closing system triggered by a pressure sensor. The MIK net was equipped with a GOPRO Hero 4 video camera encased in a pressure container fitted with two 2000 lumens white LED spotlights. The video camera system was used to detect the presence of fragile centimetric organisms that would have been destroyed by the net. The camera was oriented towards the MIK codend to ensure that all organisms entering the net would pass in the camera field of view.

TABLEAU 3.2 – Characteristics of the nets used for biological sampling

	Mesh ( $\mu\text{m}$ )	Mouth shape	Mouth surface ( $\text{m}^2$ )	Net length (m)	Sampled volume estimation	Type of deployment <sup>a</sup>
Multinet 5x <sup>b</sup>	335	square	0.25	2.50	flow-meter	Multiple (5) closing nets, oblique tow
MIK net	1600/500	cylindrical	3.14	13	surface * distance	oblique-horizontal tow

<sup>a</sup> Based on (Wiebe et al., 2015) tow type nomenclature

<sup>b</sup> multiple closing gear with 5 nets equipped with opening/closing system triggered by a pressure sensor

Additionally, we performed Conductivity-Temperature-Density (CTD, Seabird, USA) vertical profiles. The CTD probe was equipped with a fluorometer (Seabird, USA), a turbidimeter (Campbell Scientist, USA) and an oxygen sensor (Seabird, USA).

We sampled two different depth layers, roughly corresponding to the depth ranges of the densest SSLs observed in real time on pulse compressed echograms (Figures 3.2) : i) a surface layer (from 10 to 24m depth, located at the thermocline/halocline level) and ii) a deep layer (from 70 to 96m depth). Each layer was sampled by two MIK tows and two multinet net tows.

Micronekton and gelatinous zooplankton caught by the MIK nets were identified and measured immediately after collection, or later in the laboratory after formalin fixation (4%). Multinet mesozooplankton samples were also imaged immediately after collection using the ZooCAM in-flow imaging system (Colas et al., 2018). Mesozooplankton between 1 and 3 mm from the MIK samples were imaged using a ZooScan (Gorsky et al., 2010) after formalin fixation (4%) in the laboratory. The Ecotaxa web application (Pilcheral et al., 2017) was used to identify, count and archive images originating from both instruments.



To detect the presence of large gelatinous organisms, such as jellyfish or siphonophores, we analysed video footage recorded during MIK tows.

Density and size of fish and euphausiids larger than 2 mm were estimated from MIK samples. Density and size of mesozooplankton (copepods, pteropods) and euphausiids smaller than 2 mm were estimated from Multinet samples.

Large physonect siphonophore bodies were visually counted on GOPRO videos. As they are always composed of colonial bodies with one single gaseous inclusion (the pneumatophore), densities of pneumatophores were estimated by dividing organism counts by the net sampling volume. We assumed that pneumatophores larger than 0.3 mm found in the catches came from large siphonophore bodies observed on the videos recorded during the same tow. Siphonophores bearing pneumatophores smaller than 0.3 mm were too small to be observed on videos. Their densities were estimated based on the number of pneumatophores found in the Multinet samples which we processed using imagery. A small number of other weak acoustic scatterers (jellyfish, comb jelly and swimming crabs) were also caught but were not included in the forward approach.

### Forward Approach

Using the forward approach (Love, 1975; Benoit-Bird, 2009), a predicted Volume backscattering Strength ( $S_v$ , dB *re*  $1m^{-1}$ , Maclennan et al., 2002) at a given frequency ( $f$ ) is estimated with individual Target Strength (TS, dB, Maclennan et al., 2002) models, parameterized by the biological samples (size and shape). Predicted  $S_v(f)$  were then compared to our *in situ*  $S_v(f)$  averaged in the area where biological samplings were performed.

The predicted  $S_v(f)$  ( $S_{v \text{ predicted}}(f)$ ) were calculated for each depth layer as the sum in natural scale of the frequency spectrum  $S_{vj}(f)$  of each sampled taxa  $j$  (equation 3.1) :

$$S_{v \text{ predicted}}(f) = 10 * \log_{10} \sum_{j=1}^{N \text{ taxa}} 10^{S_{vj}(f)/10} \quad (3.1)$$

$S_{vj}(f)$  was calculated as :

$$S_{vj}(f) = 10 * \log_{10} \sum_{i=1}^{n \text{ length class}} 10^{(TS_i + 10 * \log_{10}(D_i))/10} \quad (3.2)$$

Where  $TS_i$  represents the modeled Target Strength of length class  $i$  in dB and  $D_i$  the sampled density of the organisms belonging to the  $i^{th}$  length class (equation 3.2). Models and parameters used for each organism are presented in the next section.

The measured  $S_v(f)$  ( $S_{v \text{ measured}}(f)$ ) of each layer were derived from the results of an echo-integration (EI) performed on acoustic data for cells located down to 3 meters

(2 echo-integration cells in vertical) below the top of the net during the tow. We did not take into account the horizontal offset between the net and the ship, as the exact ship/net distances were unknown and the layers remained consistent horizontally.  $S_v \text{ measured}(f)$  was calculated as the median  $S_v(f)$  of the EI cells located within each net tow track. Uncertainty in the predicted and measured  $S_v(f)$  curves are considered below.

### Scattering models

**Fluid Like organisms** A scattering model based on the distorted-wave Born approximation (DWBA) (Chu et al., 1993) was used to model the backscattering of Fluid-Like (FL) organisms (Stanton et al., 1994), for all frequencies and averaged over a normal distribution of orientation angles. A prolate spheroid model was used for copepods and an uniformly-bent and tapered cylinder model for shrimp-like organisms and fish lacking swimbladders. Model parameters are summarized in Table 3.3.

TABLEAU 3.3 – Scattering model parameters used for Fluid-Like organisms

Organism ( <i>Scattering Model</i> )	Length(L)- to- width(2a) ratio (L/2a) <sup>a</sup>	Orientation (Mean, STD)	Density contrast (g)	Sound speed contrast (h)
Euphausiids and Decapod Shrimp (DWBA <i>uniformly-bent cylinder</i> )	5	N(20,20) <sup>b</sup>	1.016 <sup>b</sup>	1.019 <sup>b</sup>
Copepods (DWBA <i>prolate spheroid</i> )	2.55	N(90,30) <sup>b</sup>	1.02 <sup>b</sup>	1.058 <sup>b</sup>
Fish without Swimbladders (DWBA <i>uniformly-bent cylinder</i> )	4	N(0,30)	1.01 <sup>c</sup>	1.025 <sup>c</sup>

<sup>a</sup>  $a$  is the radius of the spherical section of the cylinder or of the prolate spheroid

<sup>b</sup> Lavery et al. (2007)

<sup>c</sup> Value reported by Gorska et al. (2005) for *Scomber scombrus*

In the case of net samples processed with imagery, the length of FL organisms was estimated as the major axis of their silhouette area observed on imagery pictures. The radius  $a$  of an organism's cross section was estimated as the semi-minor axis of the planar projection of the model shape (rectangle for a cylinder, ellipse for a spheroid) whose area was equal to the silhouette area. The mean ratio  $L/a$  of body Length (L) over cross section radius ( $a$ ) was calculated on a subset of imagery pictures without flexion or cutoff. In the case of organisms processed manually, the mean ratio  $L/a$  was estimated based on a subset of a dozen individuals.

**Elastic Shell organisms** Thecosome gastropods (common name pteropods) produce relatively high backscattering compared to FL organisms of similar size (Stanton et al., 1994). Pteropods are characterized by a hard aragonite shells, with a large discontinuity :



the opercular opening. Based on a review of the Elastic Shell (ES) scattering models (Lavery et al., 2007), we selected a high-pass dense-fluid sphere model with an empirically derived reflection coefficient ( $R = 0.5$ ) to predict the backscatter of ES organisms (Stanton et al., 1994).

Pteropods sampled in the nets were measured by plankton imagery. Their cross section radius  $a$  was estimated as the radius of a disc of the same area as the organism's silhouette image.

**Gas-Bearing organisms** We used a gaseous prolate spheroid model (Ye, 1997), supplemented with Ainslie and Leighton's (2011) damping equation (see details of the model in appendix B) to predict the backscattering of Gas Bearing (GB) organisms (Stanton et al., 1994). This model is valid for Rayleigh scattering, i.e. for  $ka < kb < 0.1$ ; where  $a$  and  $b$  are respectively the semi-minor and semi-major axes axis of the spheroid in meter and  $k$  is the wave number ( $m^{-1}$ ).

TABLEAU 3.4 – Scattering model parameters used for Gas Bearing organisms

Taxon	Length-to-width ratio ( $L/2a$ )	Viscosity ( $\eta$ , in $Pa.s^{-1}$ )	Surface tension ( $\tau$ , in $N.m^{-1}$ )
<i>Crystallogobius linearis</i>	1.63	$1^a$	$200^a$
<i>Carapus acus</i>	2.75	$1^a$	$200^a$
Other fish	1.5	$1^a$	$200^a$
Siphonophores pneumatophore	2.35	$0.1^b$	$15^b$

<sup>a</sup> Scoulding et al. (2015) and Love (1978)

<sup>b</sup> No specific value for viscosity/surface tension of the pneumatophores, they were fixed arbitrarily

Swimbladder cross-sections  $a$  and length-to-width ratios ( $L/2a$ ) of transparent fish (juveniles or larvae of *Crystallogobius linearis* and *Carapus acus*) were visually measured in a sample of thirty specimens, all of which were in good condition. A mean ratio relating fish body length to swimbladder length was derived based on these measurements. This ratio was used to predict the swimbladder cross-section of damaged individuals.

When direct measurements were impossible, we approximated the fish body volume as a prolate spheroid, with the fish length as the major axis and 1/6 of the fish length as the minor axis (based on the mean of all visual measurements). Swimbladder volume was then estimated as 2.5% of the body volume (Alexander, 1966; Horn, 1975; Blaxter and Batty, 1990), using an empirical swimbladder length-to-width ratio of 1.5.

Pneumatophores of physonect siphonophores displayed a pneumatophore mean length-to-width ratio ( $L/2a$ ) of 2.35, regardless of their size. As no specific value of viscosity and surface tension could be found in the literature for siphonophores pneumatophores, those parameters were arbitrarily set to  $0.1 \text{ Pa}\cdot\text{s}^{-1}$  and  $15 \text{ N}\cdot\text{m}^{-1}$ , respectively. Those values were chosen to lay between values reported for fish flesh ( $1 \text{ Pa}\cdot\text{s}^{-1}$  and  $200 \text{ N}\cdot\text{m}^{-1}$ , from [Love \(1978\)](#)) and water ( $0.0013 \text{ Pa}\cdot\text{s}^{-1}$  and  $0.075 \text{ N}\cdot\text{m}^{-1}$ ) and to provide the best fit between the measured and predicted  $S_v(f)$ . Parameters used in GB organisms scattering models are presented in [Table 3.4](#).

## Uncertainty analysis

**Uncertainty analysis of scattering models** We performed an uncertainty analysis for each scattering model. Our goal was to assess the reliability of model predictions, when accounting for uncertainty in model parameters derived from the literature. Reference values for parameters other than length (that was measured on all organisms) are presented in [Tables 3.3](#) and [3.4](#). The standard deviations of the parameter distributions were based on the range of the literature. Alternative values for the parameters were drawn from statistical distributions centered on reference values. The mean, standard deviation and quantiles of these model parameter distributions are presented in [Table 3.5](#).

The uncertainty analysis consisted of 1000 model simulations for each scatterer size. The parameter values were drawn from the distributions presented in [Table 3.5](#), using Latin Hyper Cube sampling ([Faivre et al., 2013](#)). This near-random sampling method ensured that each parameter was sampled according to its distribution, and that the parameter space was homogeneously explored. Confidence intervals around scattering model predictions were defined as the 5% and 95% quantiles of the simulation results.

**Variability of in situ frequency responses** We assessed spatial and frequential heterogeneity in SSLs along net trajectories. Clusters of EI cells were defined on echograms based on  $S_v(f)$  and net tracks were superimposed on the segmented echograms. To assess frequency spectra heterogeneity along each net track, we compared median frequency spectra computed along net tracks to the median  $S_v(f)$  of each cluster. Echogram segmentation was performed using Expectation Maximization (EM) clustering ([McLachlan and Krishnan, 2007](#)), following [Peña \(2018b\)](#) recommendations. Data were standardized by the mean of the  $S_v(f)$  spectrum weighted by each transducer bandwidth, as follows :

$$S_{v \text{ standardised}} = S_v(f) - 10 * \log_{10} \left( \frac{\sum_{n=1}^{\text{N transducers}} \overline{s_{vn}}}{\text{N transducers}} \right) \quad (3.3)$$

with  $\overline{s_{vn}}$  the  $s_v$  mean value (in natural scale) over the whole bandwidth of the transducer  $n$  :

$$\overline{s_{vn}} = \frac{\sum_{b=fmin}^{fmax} 10^{S_{vb}/10}}{bandwidth} \quad (3.4)$$

with  $S_{vb}$  the backscattering at the  $b$  frequency of the transducer  $n$  bandwidth,  $fmin$  and  $fmax$  the bandwidth boundaries of transducer  $n$ , presented in Table 3.1.

We hypothesized that layers were stratified horizontally (coherent with the echograms on Figure 3.2), thus each "k" cluster was initialized by the mean (in natural scale)  $S_v(f)$  of "k" equal horizontal bands stratifying the layer. However, we tested several types of initialization (random, vertical segmentation, horizontal segmentation...) and the clustering results were nearly identical (data not shown). The number of clusters used in the final segmentation was set to maximize the diversity of  $S_v(f)$  spectra shapes while minimizing the number of clusters.

### 3.2.3 Results

#### Biological sampling

The density, mean length and Standard Deviation (STD) of sampled organisms in each zone and layer are presented in Table 3.6. CTD profiles are presented in supplementary materials. As physical vertical gradients were weak in the study area, potential backscattering caused by physical phenomena such as microstructures (Lavery et al., 2007) were neglected.

We found Pteropods (*Limacina sp.*) and Copepods in high density near the surface ( $5300 \text{ ind.m}^{-3}$  and  $5360 \text{ ind.m}^{-3}$  respectively). High densities of small euphausiids (4.26 mm of mean length,  $14 \text{ ind.m}^{-3}$ ) were also found in the surface layer, while large euphausiids were sampled in the deep layer (14 mm of mean length,  $1.5 \text{ ind.m}^{-3}$ ).

We sampled two sizes of physonect siphonophore pneumatophores : small siphonophores (mean pneumatophore length 0.3 mm) present in the surface layer ( $8.3 \text{ ind.m}^{-3}$ ) and larger siphonophores (mean pneumatophore length 2 mm) caught at a lower density in the deep layer ( $0.5 \text{ ind.m}^{-3}$ ). We have estimated the body length of large siphonophore around 1 meter on the video taps, using the known MIK net opening. The body size of small siphonophores was unknown as they were not observed by the video camera.

We only caught one fish in the surface layer, a *Ciliata mustela* larvae. In the deep layer we mostly caught non-swimbladdered juveniles of *Argentina sphyraea* (Schmidt, 1906) which were far more abundant in the catch than swimbladdered fish species ( $0.012 \text{ ind.m}^{-3}$  and  $0.0065 \text{ ind.m}^{-3}$  respectively). The swimbladdered fish were mostly composed of *Crystallogobius linearis* juveniles (50% in number) and *Carapus acus* larvae (20%).

The remaining 30% was composed of juvenile gobiidae, blenniidae, triglidae and gadidae.

Lastly, we found a significant amount of jellyfish (Pandeidae spp.), *Polybius henslowii* swimming crabs and *Pleurobrachia pileus* comb jellies in our samples.

### Sound scattering layers internal variability

The results of EM clustering of the echo-integration cells within the layers sampled by the nets are presented in Figure 3.3.

The surface layer was split into two vertically stratified clusters (Figure 3.3 (a)). The  $S_v(f)$  spectra of both cluster displayed a similar shape above 100 kHz with a decrease in the overall backscatter level with depth. In contrast, both spectra differed between 38 and 95 kHz, with a single broad peak around 80 kHz for cluster 2, and two peaks at 38 and 80 kHz for cluster 1. Multinet U0354 and MIK net tows each sampled exclusively one cluster, cluster 1 and 2, respectively. However, the multinet U0341 sampled clusters 1 and 2 equally.

The deep layer was separated into three vertically stratified clusters, whose mean backscatter increased with depth (Figure 3.3 (b)). The deeper cluster was rarely observed at the beginning and end of the period, but represented about half of the total layer surface by mid period. The median  $S_v(f)$  spectrum of each cluster displayed specific shapes : an increase from 18 to 38 kHz with a peak at 38 kHz then a rise for cluster 3; a flat spectrum for cluster 2 and an increase from 18 to 38 kHz, then a bump between 38 and 150 kHz and a flat curve beyond 150 kHz for cluster 1. Most net tows sampled the deepest cluster (1), with the exception of the W-shaped MIK U0352 tow that sampled the whole layer and the multinet U0341 that sampled the interface between cluster 1 and cluster 2.

### Forward approach

Predicted and measured  $S_v(f)$  curves of each layer are presented with their confidence intervals in Figure 3.4. We also represented the narrowband equivalent  $S_v$  spectra (small crosses on the spectrum at 18, 38, 70, 120, 200 and 333 kHz).

The predicted  $S_v(f)$  spectrum in the surface layer (Figure 3.4 (a)) was dominated by small siphonophores (mean pneumatophore size 0.27 mm) and *limacina* pteropods. The modeled  $S_v(f)$  of small siphonophores displayed a widely spread resonance peak between 38 and 150 kHz. At low frequencies (18-160 kHz) the modeled siphonophore contribution roughly followed the measured  $S_v(f)$  shapes although 3-4 dB lower in level. However, the peak at 38 kHz detected in the measured  $S_v(f)$  was not observed in the modeled  $S_v(f)$ . Furthermore, the predicted  $S_v(f)$  was 5 dB higher than the measured  $S_v$  for frequencies greater than 225 kHz due to the high contribution of pteropods (Figure 3.4

(b)). Of note, narrowband frequency responses did not capture peaks at 38 and 80 kHz, which would have potentially lead to misinterpretation, had narrowband acoustics been used alone.

The predicted  $S_v(f)$  of the deep layer (Figure 3.4 (c)) was dominated by pteropod and large siphonophore (mean pneumatophore size 1.23 mm) backscatter. The siphonophore and fish resonant peaks occurred between the 18 and 38 kHz narrowband point. Importantly, predicted and measured  $S_v(f)$  were close at frequencies below 38 kHz. Yet, at higher frequencies, we observed large discrepancies between both curves, with non-overlapping uncertainty. Indeed, the frequency content between 38 and 250 kHz on the measured frequency spectrum, similar to those produced by the small siphonophores in the  $S_v(f)$  surface layer (Figure 3.4 (a)), could not be reproduced based on our biological sampling data. Notice that in this case, narrowband and broadband frequency spectra displayed similar shapes.

TABLEAU 3.5 – Statistical distributions for the model parameters used in the uncertainty analysis.  $\mu$  : mean, STD : standard deviation, 5% and 95% quantiles of the distribution : Confidence Interval (0.05-0.95) the,  $L/2a$  : length/width ratio,  $L/a$  length/half-width ratio

Parameters	Distribution	$\mu$	STD	median	CI(0.05-0.95)
Siphonophores, Ye modified model					
$L/2a$	Normal	2.35	0.3	2.35	1.86-2.84
Viscosity ( $\tau$ )	Log-normal	-2.3	1	0.1	0.019-0.52
Surface tension ( $\eta$ )	Log-normal	2.7	1	14.88	2.87-77.1
Swimbladdered fish, Ye modified model					
$L/2a$	Normal	Species dependent <sup>a</sup>	0.2	Species dependent <sup>a</sup>	
Viscosity ( $\tau$ )	Log-normal	0	1	1	0.19-5.18
Surface tension ( $\eta$ )	Log-normal	5.3	1	200.3	38.7-1037.8
Copepods, DWBA model <sup>b</sup>					
$L/a$	Normal	5.5	1	5.5	3.86-7.15
Density contrast (g)	Normal	1.02	0.0125	1.02	1.000-1.041
Sound speed contrast (h)	Normal	1.058	0.0125	1.058	1.037-1.080
Euphausiids, DWBA model <sup>b</sup>					
$L/a$	Normal	10	1.5	10	7.53-12.47
Density contrast (g)	Normal	1.016	0.0075	1.016	1.004-1.028
Sound speed contrast (h)	Normal	1.019	0.0075	1.019	1.007-1.031
Fish without swimbladder, DWBA model <sup>b</sup>					
$L/a$	Normal	8	1.5	8	5.53-10.47
Density contrast (g)	Normal	1.01	0.0075	1.01	1.000-1.022
Sound speed contrast (h)	Normal	1.025	0.0075	1.025	1.0127-1.037
Pteropods, High pass dense-fluid sphere model					
Reflection coefficient (R)	Log-normal	-0.69	0.4	0.50	0.26-0.97

<sup>a</sup> fish swimbladder length-to-width ratio ( $L/2a$ ) by species can be find in table 3.4

<sup>b</sup> The incident angle was already averaged over a distribution of angles in DWBA model (Stanton and Chu, 2000), we choose to not include this parameter in the uncertainty analysis

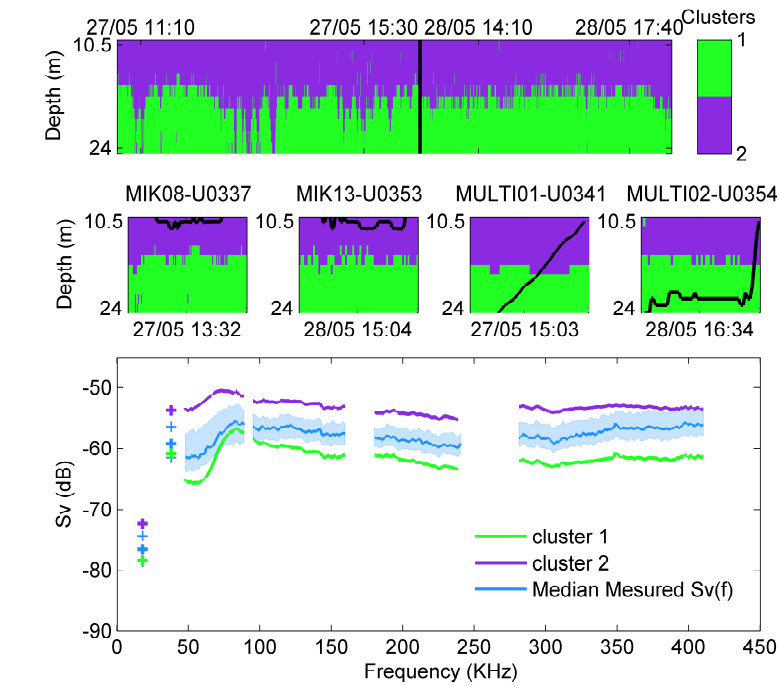
TABLEAU 3.6 – Composition and length of each layer main scatterers. STD : Standard Deviation

Dominant scatterers	Surface layer		Deep layer	
	Mean length (STD) (mm)	Density ( $ind/m^3$ )	Mean length (STD) (mm)	Density ( $ind/m^3$ )
Euphausiids	4.26 (2.22)	14.2	13.7 (9.15)	1.53
<i>Limacina sp.</i>	0.75 (0.12)	5358	0.71 (0.15)	126
Copepods	1.28 (0.37)	1403	1.41 (0.52)	126
Fish swimbladder <sup>a</sup>	1.53 (0) <sup>b</sup>	NA <sup>b</sup>	0.52 (0.15)	0.0065
Fish without swimbladder <i>Argentina sphyraea</i>			21.5 (3.89)	0.012
Physonect siphonophore pneumatophore <sup>a</sup>	0.27 (0.11)	8.32	1.23 (0.31)	0.48
Jellyfish (Pandeidae family) <sup>c</sup>	30.1 (10)	0.033	24.47 (13.38)	0.006
Swimming crabs <i>Polybius henslowii</i> <sup>c</sup>			31.75 (3.54)	0.0015
Comb jelly <i>Pleurobrachia pileus</i> <sup>c</sup>			13.6 (7)	0.0022

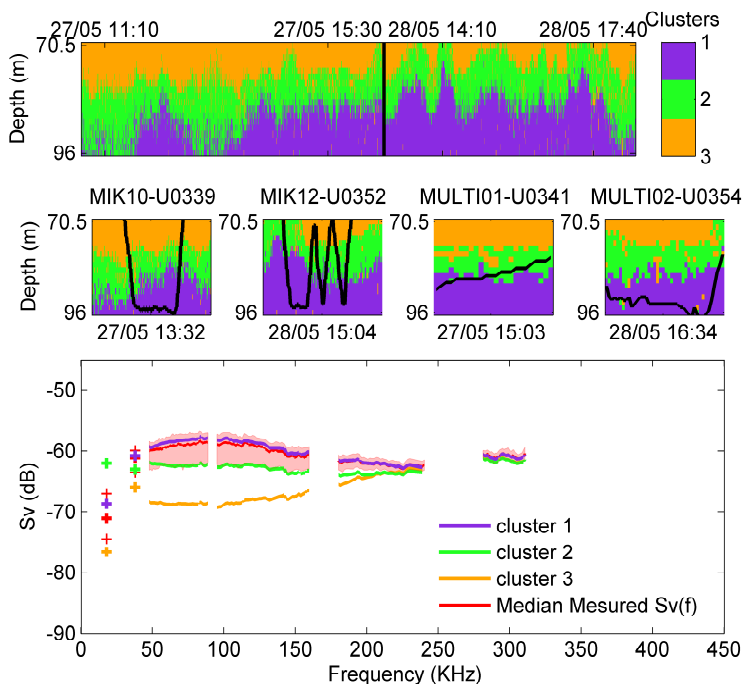
<sup>a</sup> body backscattering of GB organisms is negligible relative to contributions to the backscattering from the gas inclusion, body dimension are not presented in this table

<sup>b</sup> the only specimen sampled was not considered in the modeling work

<sup>c</sup> not considered in modeling work due to their low densities and weak backscattering



(a)



(b)

FIGURE 3.3 – EM clustering results for (a) the surface layer and (b) the deep layer. Upper panels : echo-integration cells belonging to cluster; left of black line : data collected on May, 27<sup>th</sup>, right of black line : data collected on May, 28<sup>th</sup>. Middle panel : net trajectories (black lines) throughout clusters. Lower panel : measured volume backscattering strength at frequency  $f$  ( $S_v(f)$ ) for the layer and each clusters median  $S_v(f)$ .



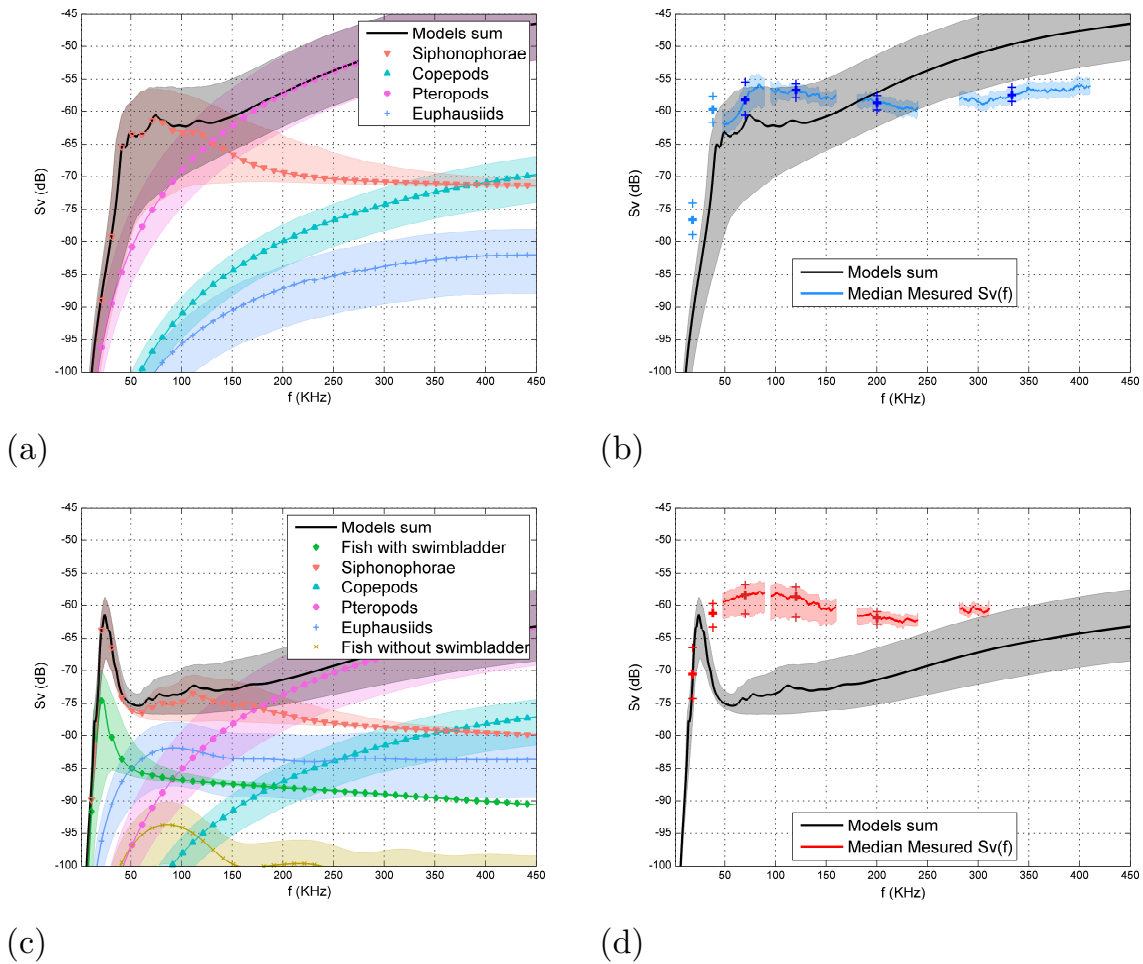


FIGURE 3.4 – Forward approach results : modeled frequency spectra are represented in the left column (figure (a) for surface layer, (c) for deep layer). Coloured areas : confidence intervals between  $5^{th}$  and  $95^{th}$  percentiles of uncertainty analysis. Measured Sv(f) (red or blue lines) and predicted Sv(f) (black line) frequency spectra are represented in the right column, (figures (b) for surface layer,(d) for deep layer). Coloured areas around measured Sv(f) : confidence intervals between  $25^{th}$  and  $75^{th}$  percentiles. Sv level at 18, 38, 70, 120, 200 and 333 kHz and their  $25^{th}$  to  $75^{th}$  percentiles confidence intervals are represented by the crosses on the spectrum.

### 3.2.4 Discussion

In conclusion, we characterized the composition of two SSLs detected in the Bay of Biscay by jointly analyzing acoustic and groundtruthing data, highlighting fine scale heterogeneity within SSLs and the consequence on their sampling. We reveal that these SSLs are produced by a variety of scatterers belonging to several taxa. Their frequency spectra from 18 to 100 kHz were dominated by GB siphonophores. As reported in previous studies (Mair et al., 2005; Lavery et al., 2007), the resonance frequency of small GB organisms fall within the range of frequencies used in fisheries acoustics, including the lower frequencies (e.g. the 18-50 kHz range). Thus, these organisms contribute to backscattering at these frequencies, even at low density. Pteropods were the main contributors at higher frequencies (> 100 kHz), with very high densities recorded in the surface SSL (4000-5000  $ind.m^{-3}$ ). To our knowledge, this is the first mention of such high pteropod density.

EM clustering revealed a high frequential heterogeneity within SSLs. SSLs were always stratified vertically, with no horizontal heterogeneity at our sampling scale (Benoit-Bird et al., 2017). Interestingly, the surface layer was composed of two sub-layers indicating a potential shift in the siphonophore size composition. These two sub-layers were sampled differentially by both types of nets. Two sub-layers out of the three were sampled in the deep layer : one with a flat  $S_v(f)$  spectrum that we attributed to gaseous scatterers, and the other with a bump in its  $S_v(f)$  curve which could assign to no currently known scatterer. Unfortunately, these SSL frequential heterogeneities could not easily be assessed during the survey by simply looking at the pulse compressed echograms displayed in real time in order to decide on where to set the nets. Hence, net sampling was at best directed to sample the larger scale features of SSLs. The lack of real-time information on these SSL fine scale frequential heterogeneities thus hindered the characterization of fine scale composition. We suggest that real time clustering or systematic sampling of the whole water column with multiple closing micronekton nets (e.g. Bioness, Sameoto (1983)) could help resolve fine scale heterogeneity within SSLs.

Despite the uncertainty in the net positioning in the surface layer, forward approach match between the measured and predicted  $S_v(f)$  was reasonably well, when considering the uncertainties around the two median curves. The two dominant scatterers, siphonophores and pteropods were identified without doubt. However we suspect that the size diversity of siphonophores was higher in the water than in the nets, with a peak at 38 kHz unexplained by our catch. Additionally some mismatch at high frequency (> 200 kHz) may be explained by complex scattering (Gorska, 2000) due to the high density of pteropods, or by a non-random repartition of pteropods in position or angle (e.g. aggregation due to the mucus web or opercular opening in the beam direction).

Discrepancies between predicted and measured  $S_v(f)$  curves observed for the deep layer could not be explained by the uncertainty in model parameters. Those differences likely resulted from the under-sampling of important scatterers. The resonance of larger siphonophores and fish juveniles was positioned between 18 and 38 kHz, while the bump at higher frequency could not be explained by the biological sampling. This could be caused by the presence of un-sampled small siphonophores, or by a hypothetical accumulation of centimetric flocks of suspended matter (Fromant, 2015) in relation with the high turbidity (Figure in supplementary materials).

Moreover, *Argentina sphyraea* juveniles were modeled as FL organisms. However, it is unclear when the swimbladder of *Argentina sphyraea* juveniles develops (Schmidt, 1906; Marshall, 1960). Therefore, the modeled  $S_v(f)$  of *Argentina sphyraea* juveniles might have been largely underestimated at lower frequencies if a functional swimbladder was in fact present.

The forward approach required adapted acoustic backscattering models of dominant scatterers and a good parameterization of these models. Our uncertainty analysis enabled us to represent the potential errors on model parameters and better assess the reality of discrepancies between predicted and measured  $S_v(f)$  curves. However, Ye (1997)'s model which we used in this study is designed for  $ka < 0.1$ , and is less reliable for a higher  $ka$ . This decrease in GB model precision at higher frequencies has low impact on the overall results, as GB backscattering was generally low at higher frequencies relatively to other scatterers. Nonetheless, it might be necessary to supplement Ye (1997)'s model with a gaseous cylinder model (e.g. Doray et al., 2016a) when GB organism backscattering dominates the entire frequency spectrum.

Our results illustrate the potential of broadband acoustics to i) fill-in the gaps between narrowbands and ii) ascertain the presence or absence of resonance peaks (Bassett et al., 2018) and derive their actual maximum backscatter level (Figure 3.4 (b)). Narrow-band acoustics can lead to serious miss-interpretation when resonant peaks are present far away from the sampled frequency (Figure 3.4 (d)). If both methods are available, we advise avoiding the use of narrowband when resonance of various organisms occurs over the frequency range.

Siphonophores, especially smaller ones, were difficult to sample, as they are partially destroyed by classical plankton nets (Benfield et al., 2003). This difficulty (here, one net out of two sampled them) can lead to an underestimation of pneumatophore size diversity and density. The use of ZooCAM imaging (Colas et al., 2018) was essential for detecting the presence and counting the small siphonophore pneumatophores as they could not be seen on *in situ* video recordings. Despite poor visibility, *in situ* video recordings were very useful to ascertain the presence of large siphonophores (Barham,

1966).

Importantly, we confirmed the presence of physonect siphonophores in the Bay of Biscay (Pugh, 1975; Remond, 2015), as well as their potential strong backscatter from 18 to 120 kHz. This finding could explain the frequent occurrence of widely spread SSLs displaying resonance-like peaks in the Bay of Biscay during springtime (Lezama-Ochoa et al. (2011); Trenkel and Berger (2013); Remond (2015), whose origin remained unexplained.

In conclusion, the combination of broadband acoustics, nets, imagery and video presented in this paper paves the way for the characterization of composite SSLs produced by complex assemblages of scatterers, belonging to various taxa and size class. To follow the precise composition of these layers at larger temporal and spatial scales will be an essential step in the general comprehension of pelagic ecosystems.

## **Acknowledgements**

The authors would like to thank the R/V Thalassa Captain Loic Provost, his crew and all the scientists involved in the 2016 PELGAS surveys. We would also like to thank SIMRAD and Lars N. Andersen, for lending the EK80 echosounders. Special acknowledgements to Fabien Lombard for his priceless help on siphonophore identification, to Cyrill Gallut and Nalani Schnell for micronekton identification and Julien Simon for the use of cameras on nets. A. Blanluet doctoral grant was co-funded by the Conseil Régional des Pays de la Loire and IFREMER.

## References

- Ainslie, M. A. and Leighton, T. G. (2011). Review of scattering and extinction cross-sections, damping factors, and resonance frequencies of a spherical gas bubble. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130(5):3184–3208.
- Alexander, R. (1966). Physical aspects of swimbladder function. *Biological Reviews*, 41(1):141–176.
- Banse, K. (1995). Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES Journal of Marine Science*, 52(3-4):265–277.
- Barham, E. G. (1966). Deep Scattering layer migration and composition: observations from a diving saucer. *Science*, 151(3716):1399–1403.
- Bassett, C., De Robertis, A., and Wilson, C. D. (2017). Broadband echosounder measurements of the frequency response of fishes and euphausiids in the Gulf of Alaska. *ICES Journal of Marine Science*, page fsx204.
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S., and Reid, P. C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426(6967):661–664.
- Benfield, M. C., Lavery, A. C., Wiebe, P. H., Greene, C. H., Stanton, T. K., and Copley, N. J. (2003). Distributions of physonect siphonulae in the Gulf of Maine and their potential as important sources of acoustic scattering. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(7):759–772.
- Benoit-Bird, K. J. (2009). The effects of scattering-layer composition, animal size, and numerical density on the frequency response of volume backscatter. *ICES Journal of Marine Science*, 66(3):582–593.
- Benoit-Bird, K. J. and Lawson, G. L. (2016). Ecological Insights from Pelagic Habitats Acquired Using Active Acoustic Techniques. *Annual Review of Marine Science*, 8(1):463–490.
- Benoit-Bird, K. J., Moline, M. A., and Southall, B. L. (2017). Prey in oceanic sound scattering layers organize to get a little help from their friends: Schooling within sound scattering layers. *Limnology and Oceanography*, 62(6):2788–2798.
- Blaxter, J. and Batty, R. (1990). Swimbladder “behaviour” and target strength. *Rapports et Proces-verbaux des Réunions du Conseil International pour l’Exploration de la Mer*, 189:233–244.

- Brodeur, R. D., Seki, M. P., Pakhomov, E. A., and Suntsov, A. V. (2005). Micronekton - What are they and why are they important? *Research Gate*.
- Chu, D., Foote, K. G., and Stanton, T. K. (1993). Further analysis of target strength measurements of Antarctic krill at 38 and 120 kHz: Comparison with deformed cylinder model and inference of orientation distribution. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 93(5):2985.
- Colas, F., Tardivel, M., Perchoc, J., Lunven, M., Forest, B., Guyader, G., Danielou, M., Le Mestre, S., Bourriau, P., Antajan, E., Sourisseau, M., Huret, M., Petitgas, P., and Romagnan, J. (2017). The ZooCAM, a new in-flow imaging system for fast onboard counting, sizing and classification of fish eggs and metazooplankton. *Progress in Oceanography*.
- Davison, P., Checkley, D., Koslow, J., and Barlow, J. (2013). Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean. *Progress in Oceanography*, 116:14–30.
- Davison, P. C., Koslow, J. A., and Kloser, R. J. (2015). Acoustic biomass estimation of mesopelagic fish: backscattering from individuals, populations, and communities. *ICES Journal of Marine Science*, 72(5):1413–1424.
- De Robertis, A., McKelvey, D. R., and Ressler, P. H. (2010). Development and application of an empirical multifrequency method for backscatter classification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(9):1459–1474.
- Demer, D. A., Andersen, L. N., Bassett, C., Berger, L., Chu, D., Condiotty, J., Cutter Jr., G., Hutton, B., Korneliussen, R. J., Le Bouffant, N., Macaulay, G. J., Michaels, W. L., Murfin, D., Pobitzer, A., Renfree, J. S., Sessions, T. S., Stierhoff, K. L., and Thompson, C. (2017). USA–Norway EK80 Workshop Report: Evaluation of a wideband echosounder for fisheries and marine ecosystem science. Cooperative Research Report 336, ICES, NOAA’s Southwest Fisheries Science Center in San Diego, California, USA.
- Demer, D. A., Berger, L., Bernasconi, M., Eckhard, B., Boswell, K., Chu, D., Domokos, R., Dunford, A., Fässler, S., Gauthier, S., Hufnagle, L. T., Jech, J. M., Le Bouffant, N., Lebourges Dhaussy, A., Lurton, X., Macaulay, G. J., Perrot, Y., Ryan, T. E., Parker-Stetter, S., Stienessen, S., Weber, T., and Williamson, N. (2015). Calibration of acoustic instruments. Technical Report 326, ICES, Denmark.
- Doray, M., Berger, L., Le Bouffant, N., Coail, J. Y., Vacherot, J. P., de La Bernardie, X., Morinière, P., Lys, E., Schwab, R., and Petitgas, P. (2016a). A method for controlled

- target strength measurements of pelagic fish, with application to European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *ICES Journal of Marine Science*, 73(8):1987–1997.
- Doray, M., Duhamel, E., Huret, M., and Petitgas, P. (2016b). PELGAS 2016 cruise, Thalassa R/V.
- Doray, M., Petitgas, P., Romagnan, J. B., Huret, M., Duhamel, E., Dupuy, C., Spitz, J., Authier, M., Sanchez, F., Berger, L., Doremus, G., Bourriau, P., Grellier, P., and Massé, J. (2017). The PELGAS survey: ship-based integrated monitoring of the Bay of Biscay pelagic ecosystem. *Progress in Oceanography*.
- Faivre, R., Iooss, B., Mahévas, S., Makowski, D., and Monod, H. (2013). *Analyse de sensibilité et exploration de modèles: application aux sciences de la nature et de l'environnement*. Editions Quae.
- Fromant, G. (2015). *Mesure de Matières En Suspension (MES) dans la colonne d'eau par combinaison de méthodes acoustiques et optiques*. PhD thesis, Université de Bretagne Occidentale, Institut Universitaire Européen de la Mer (IUM), au Laboratoire Domaines Océaniques (LDO - UMR 6538).
- Gorska, N. (2000). Evaluation of sound extinction and echo interference in densely aggregated zooplankton. *OCEANOLOGICA*, 42(3):315–334.
- Gorska, N., Ona, E., and Korneliussen, R. (2005). Acoustic backscattering by Atlantic mackerel as being representative of fish that lack a swimbladder. Backscattering by individual fish. *ICES Journal of Marine Science*, 62(5):984–995.
- Gorsky, G., Ohman, M. D., Picheral, M., Gasparini, S., Stemmann, L., Romagnan, J.-B., Cawood, A., Pesant, S., Garcia-Comas, C., and Prejger, F. (2010). Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *Journal of Plankton Research*, 32(3):285–303.
- Horn, M. H. (1975). Swim-bladder state and structure in relation to behavior and mode of life in stromateoid fishes. *Fishery bulletin*, 73:95–109.
- Irigoiien, X., Klevjer, T. A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuña, J. L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J. I., Hernandez-Leon, S., Agusti, S., Aksnes, D. L., Duarte, C. M., and Kaartvedt, S. (2014). Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature Communications*, 5(1).



- Jech, J. M., Lawson, G. L., and Lavery, A. C. (2017). Wideband (15–260 kHz) acoustic volume backscattering spectra of Northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) and butterfish (*Peprilus triacanthus*). *ICES Journal of Marine Science*, pages 2249–2261.
- Kaartvedt, S., Staby, A., and Aksnes, D. (2012). Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 456:1–6.
- Kloser, R. J., Ryan, T. E., Keith, G., and Gershwin, L. (2016). Deep-scattering layer, gas-bladder density, and size estimates using a two-frequency acoustic and optical probe. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*.
- Lavery, A. C., Wiebe, P. H., Stanton, T. K., Lawson, G. L., Benfield, M. C., and Copley, N. (2007). Determining dominant scatterers of sound in mixed zooplankton populations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122(6):3304.
- Lezama-Ochoa, A., Ballón, M., Woillez, M., Grados, D., Irigoien, X., and Bertrand, A. (2011). Spatial patterns and scale-dependent relationships between macrozooplankton and fish in the Bay of Biscay: an acoustic study. *Marine Ecology Progress Series*, 439:151–168.
- Love, R. H. (1975). Predictions of volume scattering strengths from biological trawl data. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 57(2):300.
- Love, R. H. (1978). Resonant acoustic scattering by swimbladder-bearing fish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 64(2):571.
- MacLennan, N. D., Fernandes, P. G., and Dalen, J. (2002). A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES Journal of Marine Science*, 59(2):365–369.
- Mair, A. M., Fernandes, P. G., Lebourges-Dhaussy, A., and Brierley, A. S. (2005). An investigation into the zooplankton composition of a prominent 38-kHz scattering layer in the North Sea. *Journal of Plankton Research*, 27(7):623–633.
- Marshall, N. B. (1960). *Swimbladder Structure of Deep-sea Fishes in Relation to Their Systematics and Biology*, volume 31 of *Discovery reports*. University Press, 1960, national institute of oceanography edition.
- McLachlan, G. and Krishnan, T. (2007). *The EM algorithm and extensions*, volume 382. John Wiley & Sons.
- Peña, M. (2018). Robust clustering methodology for multi-frequency acoustic data: A review of standardization, initialization and cluster geometry. *Fisheries Research*, 200:49–60.

- Pilcheral, M., Colin, S., and Irisson, J.-O. (2017). EcoTaxa, a tool for the taxonomic classification of images.
- Proud, R., Handegard, N. O., Kloser, R. J., Cox, M. J., Brierley, A. S., and Handling editor: David Demer (2018). From siphonophores to deep scattering layers: uncertainty ranges for the estimation of global mesopelagic fish biomass. *ICES Journal of Marine Science*.
- Pugh, P. (1975). The distribution of siphonophores in a transect across the North Atlantic Ocean at 32 N. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 20(1):77–97.
- Remond, B. (2015). *Les couches diffusantes du golfe de Gascogne : caractérisation acoustique, composition spécifique et distribution spatiale*. PhD Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Institut Français pour l'Exploitation de la MER (IFREMER), Unité Ecologie et Modèles pour l'Halieutiques (EMH).
- Sameoto, D. (1983). Micronekton sampling using a new multiple-net sampler, the BIONESS, in conjunction with a 120 kHz sounder. *Biological Oceanography*, 2(2-4):179–198.
- Schmidt, J. (1906). On the larval and post-larval development of the Argentines (*Argentina silus* (Ascan.) and *Argentina sphyraena* (Linné)) with some notes on *Mallotus villosus* (O. F. Müller). In *MEDDLELSER FRA KOMMISSIONEN FOR HAVUNDERSOGELSER*, volume 2 of *FISKERI*, page 20.
- Scouling, B., Chu, D., Ona, E., and Fernandes, P. G. (2015). Target strengths of two abundant mesopelagic fish species. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 137(2):989–1000.
- Sieburth, J. M., Smetacek, V., and Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and Oceanography*, 23(6):1256–1263.
- Simmonds, E. J. and MacLennan, D. N. (2005). *Fisheries acoustics: theory and practice*. Number 10 in Fish and aquatic resources series. Blackwell Science, Oxford ; Ames, Iowa, 2 edition.
- Stanton, T. and Chu, D. (2000). Review and recommendations for the modelling of acoustic scattering by fluid-like elongated zooplankton: euphausiids and copepods. *ICES Journal of Marine Science*, 57(4):793–807.
- Stanton, T., Wiebe, P. H., Chu, D., Benfield, M. C., Scalon, L., Martin, L. V., and Eastwood, R. L. (1994). On acoustic estimates of zooplankton biomass. *ICES Journal of Marine Science*, 51(4):505–512.

- Stanton, T. K., Chu, D., Jech, J. M., and Irish, J. D. (2010). New broadband methods for resonance classification and high-resolution imagery of fish with swimbladders using a modified commercial broadband echosounder. *ICES Journal of Marine Science*, 67(2):365–378.
- Stanton, T. K., Sellers, C. J., and Jech, J. M. (2012). Resonance classification of mixed assemblages of fish with swimbladders using a modified commercial broadband acoustic echosounder at 1–6 kHz. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(5):854–868.
- Tont, S. A. (1976). Deep scattering layers: patterns in the Pacific. *Calif Coop Ocean Fish Investig Rep*, 18:112–117.
- Trenkel, V. M. and Berger, L. (2013). A fisheries acoustic multi-frequency indicator to inform on large scale spatial patterns of aquatic pelagic ecosystems. *Ecological Indicators*, 30:72–79.
- Wiebe, P. H., Allison, D., Kennedy, M., and Moncoiffe, G. (2015). A vocabulary for the configuration of net tows for collecting plankton and micronekton. *Journal of Plankton Research*, 37(1):21–27.
- Ye, Z. (1997). Low-frequency acoustic scattering by gas-filled prolate spheroids in liquids. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 101(4):1945–1952.

## Appendix A. Echosounder calibrations

Several calibrations performed with 22mm and 38.1mm tungsten carbide (WC) with 6% cobalt binder spheres were necessary to obtain acceptable Root Mean Square Error (RMSE) for calibration gains (Table 1). Due to bad weather, the PELGAS 2016 calibration gain RMSEs were too high (higher than 0.4). Calibration gains obtained *in situ* during the PELGAS2017 survey were used for the 70 and 120 kHz echosounders. *Ex situ* calibrations of the 200 kHz and 333 kHz transducers were performed in June 2017 in the IFREMER tank in Brest, using a 22 mm sphere tethered with monofilament lines than were thinner than those used at sea (0.1 and 0.7 mm diameter, respectively). Calibration was performed using the SIMRAD EK80 software (version 1.11.1) with default calibration settings. The sphere nulls being not considered in the EK80 software calibration procedure. Continuous calibration gains were obtained by a linear interpolation in order to fill the gaps. Calibration gains and RMSE spectra are presented in figure A.1.

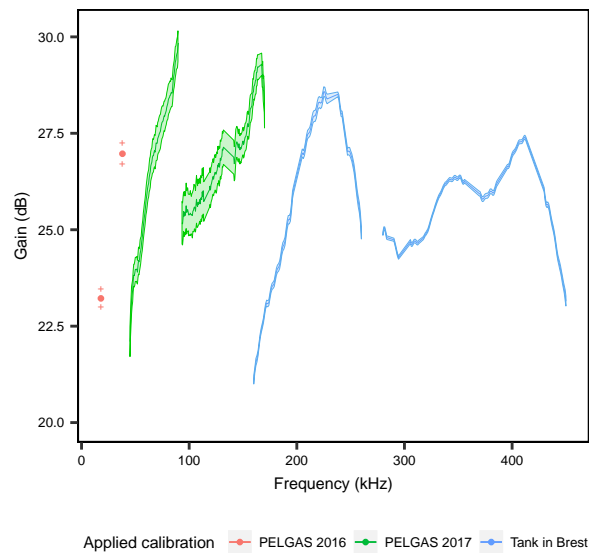


Figure A.1: Calibration gains (solid lines) and Root Mean Square Error (RMSE, shaded areas) for each echosounder as a function of acoustic frequency.

## Appendix B. Gaseous target backscattering model

We define the flattening factor  $\epsilon$  as the ratio of half large and small axis of the prolate spheroid and the equivalent spherical radius  $a_{eq}$  with:  $a_{eq} = a(\epsilon)^{-2/3}$ .

The  $TS$  of gaseous target close to resonance can expressed, according to Ainslie and Leighton (2011) and compatible with Andreeva (1964), and Weston (1967).

$$TS = 10 \log_{10} \left( \frac{\chi^2 \times a_{eq}^2}{\left[ \left( \frac{f_0}{f} \right)^2 - 1 - 2 \frac{\delta_0}{\omega} k a_{eq} \right]^2 + \left[ 2 \frac{\delta_0}{\omega} + \left( \frac{f_0}{f} \right)^2 k a_{eq} \right]^2} \right) \quad (\text{B.1})$$

Where  $f$  is the frequency of the transmitted sound wave,  $f_0$  is the resonance frequency,  $\delta_0$  the damping factor other than radiative one and  $\chi$  the correction factor of the spheroid flattening (Ye, 1997; Love, 1977), expressed by:

$$\chi = \epsilon^{-1/3} \left( \frac{\log\left(\frac{1+(1-\epsilon)^{1/2}}{\epsilon}\right)}{(1-\epsilon)^{1/2}} \right)^{-1/2} \quad (\text{B.2})$$

Resonant frequency  $f_0$  of the bubble is expressed as a function of equivalent spherical radius  $a_{eq}$ , of the ratio of gas specific heat  $\gamma$  (1.4 for air), of the hydrostatic pressure  $P$ , of the surrounding medium density  $\rho$ , of the surface tension of the bubble  $\tau$  Ainslie and Leighton (2011) and of the correction factor  $\chi$ :

$$f_0 = \frac{\chi}{2\pi a_{eq}} \times \left( \frac{3\gamma P + 2 \frac{\tau}{a_{eq}} \times (3 \times \gamma - 1)}{\rho} \right)^{1/2} \quad (\text{B.3})$$

The hydrostatic pressure  $P$  (en Pa) at depth  $d$  (en m) is express as:

$$P = (1 + 0.1d)10^5 \quad (\text{B.4})$$

The damping factor  $\delta_0$  is express as:

$$\delta_0 = \delta_{vis} + \delta_{th}$$

With  $\delta_{vis}$  the surrounding fluid viscosity damping factor and  $\delta_{th}$  the gas thermal dissipation damping factor.

The viscosity damping  $\delta_{vis}$  is defined by:

$$\delta_{vis} = \frac{2\eta_s}{\rho\omega a_{eq}^2} \quad (\text{B.5})$$

with  $\eta_s$  the dynamic viscosity of the fluid surrounding the bubble, that express the fluid resistance to the shearing stress generated by the oscillation of the bubble around its balanced position.

The thermal damping  $\delta_{th}$  is defined by:

$$\delta_{th} = \frac{3P_{gas}}{\rho\omega^2 a_{eq}^2} Im(\Gamma) \quad (B.6)$$

With  $P_{gaz}$  the balance gas pressure as a function of hydrostatic pressure  $P$  of surrounding fluid and the surface tension  $\tau$ :

$$P_{gaz} = P + \frac{2\tau}{a_{eq}} \quad (B.7)$$

and the adiabatic complex coefficient :

$$\Gamma = \frac{\gamma}{1 - \left[ \frac{(1+i)X/2}{\tanh[(1+i)X/2]} - 1 \right] \frac{6i(\gamma-1)}{X^2}} \quad (B.8)$$

Where  $X$  is the rapport of thermal diffusion:

$$X = \frac{a_{eq}}{l_{th}} \quad (B.9)$$

With  $l_{th}$ , the specific length of heat diffusion link to the diffusivity  $D$  by :

$$l_{th} = \sqrt{\frac{D}{2\omega}} \quad (B.10)$$

With in particular the air thermal diffusivity :  $D_{air} = 1,9.10^{-5}(m^2/s)$ .

## References

- Ainslie, M. A. and Leighton, T. G. (2011). Review of scattering and extinction cross-sections, damping factors, and resonance frequencies of a spherical gas bubble. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130(5):3184–3208.
- Andreeva, I. (1964). Scattering of sound by air bladders of fish in deep sound-scattering ocean layers. *Sov. Phys. Acoust.*, 10:17–20.
- Love, R. H. (1977). Target strength of an individual fish at any aspect. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 62(6):1397.
- Weston, D. E. (1967). Sound propagation in the presence of bladder fish. *Underwater acoustics*, 2:55–88.
- Ye, Z. (1997). Low-frequency acoustic scattering by gas-filled prolate spheroids in liquids. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 101(4):1945–1952.

### 3.3 Caractérisation d'autres couches du golfe de Gascogne

Les siphonophores présentés dans cette zone restreinte ne sont pas responsables de toutes les couches diffusantes du golfe de Gascogne (GdG). Nous avons donc choisi d'étudier d'autres couches à l'aide de la même approche que celle présentée dans la section précédente. Dans cette section, nous présentons les résultats de l'approche directe et de la classification appliquée d'autres couches diffusantes observées pendant la campagne PELGAS 2016.

#### 3.3.1 Matériels et Méthodes

Une deuxième zone proche du bord du plateau continental (zone 2 sur la Figure 3.5) a été échantillonnée du 29 au 31 mai. Les deux zones ont été échantillonnées biologiquement et acoustiquement en milieu de journée et en milieu de nuit en suivant le protocole présenté dans la section 3.2. Un total de 4 couches diffusantes denses (CDD) supplémentaires a été ainsi échantillonné :

- la couche de surface dense observée de nuit dans la zone 1 (de 10 à 24 m, voir échogrammes Figure 3.6)
- la couche de surface observée de jour dans la zone 2 (de 10 à 24 m, ligne bleu clair sur les échogrammes Figure 3.7 (a))
- la couche de fond dense observée de jour dans la zone 2 (de 70 à 110 m, ligne rouge sur les échogrammes Figure 3.7 (a))
- la couche de surface de nuit dense observée dans la zone 2 (de 10 à 45 m, voir échogrammes Figure 3.7 (b))

Ces couches diffusantes ont fait l'objet d'un échantillonnage par filet moins intensif que les couches de jour précédemment étudiées. Une seule traine a été réalisée avec chaque filet (MIK et multinet) dans chaque couche (à l'exception d'une traine de MIK supplémentaire pour la couche de nuit de la zone 1). Ces échantillonnages ont été accompagnés de CTD (Figure C.4 de l'annexe C) et de profils verticaux de filets WP2. Les organismes échantillonnés ont été analysés et modélisés avec la méthodologie présentée dans la section 3.2.



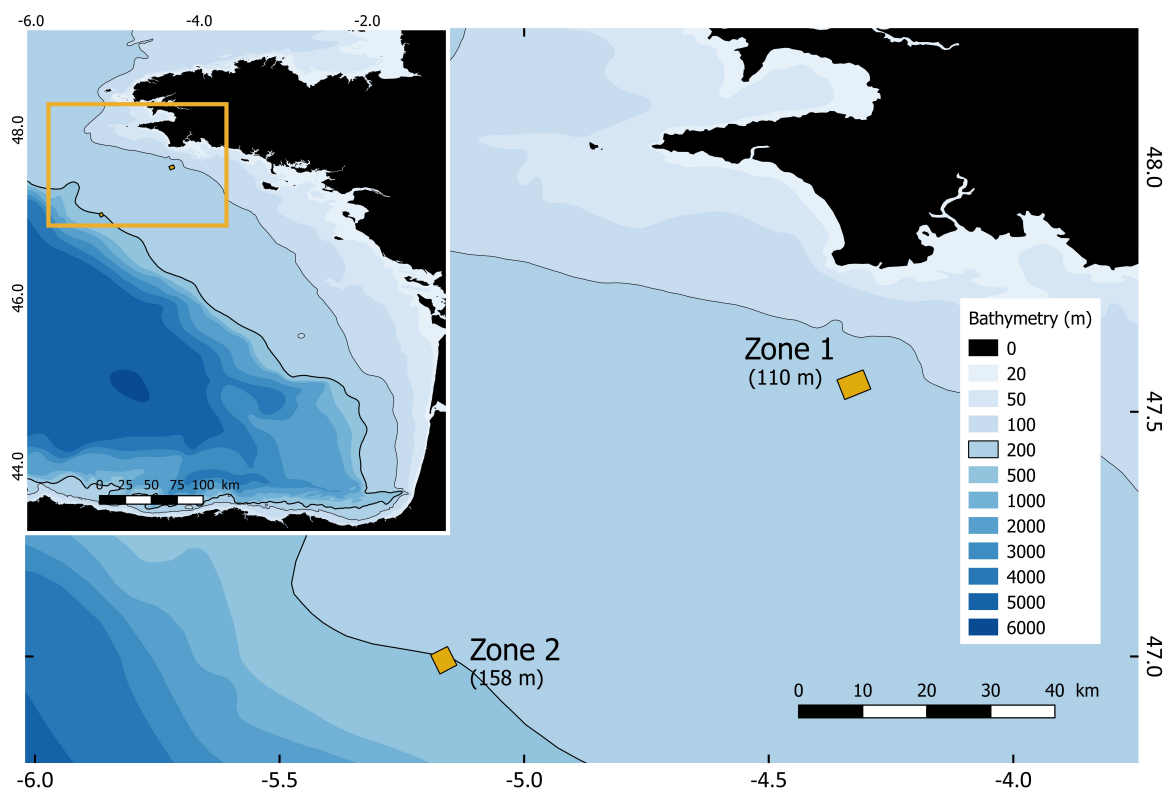


FIGURE 3.5 – Position des deux zones d'échantillonnages dans le golfe de Gascogne

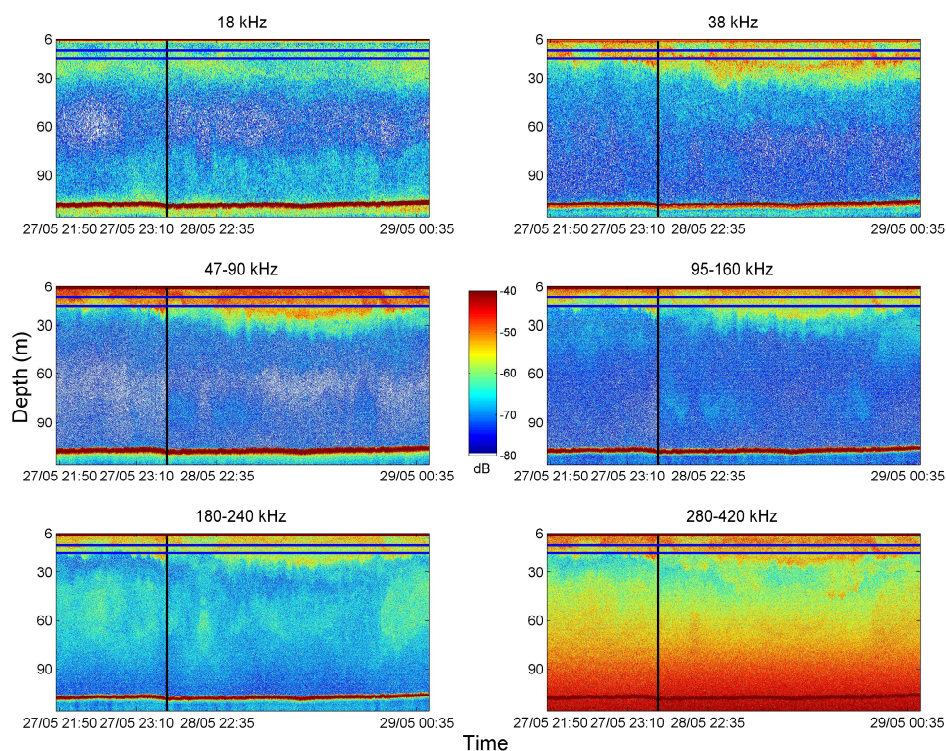
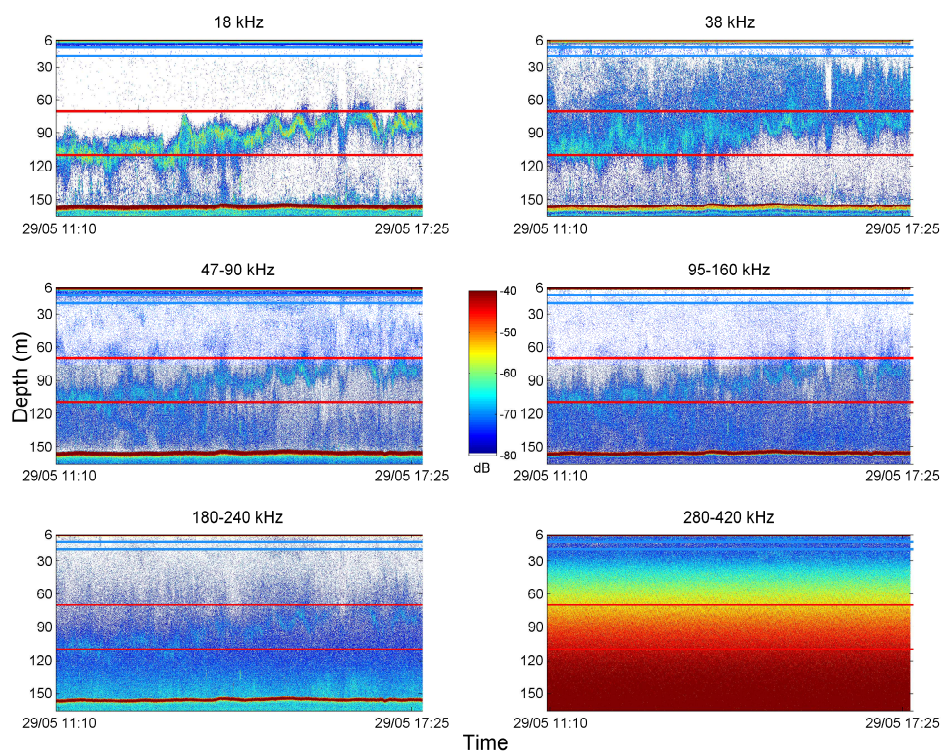
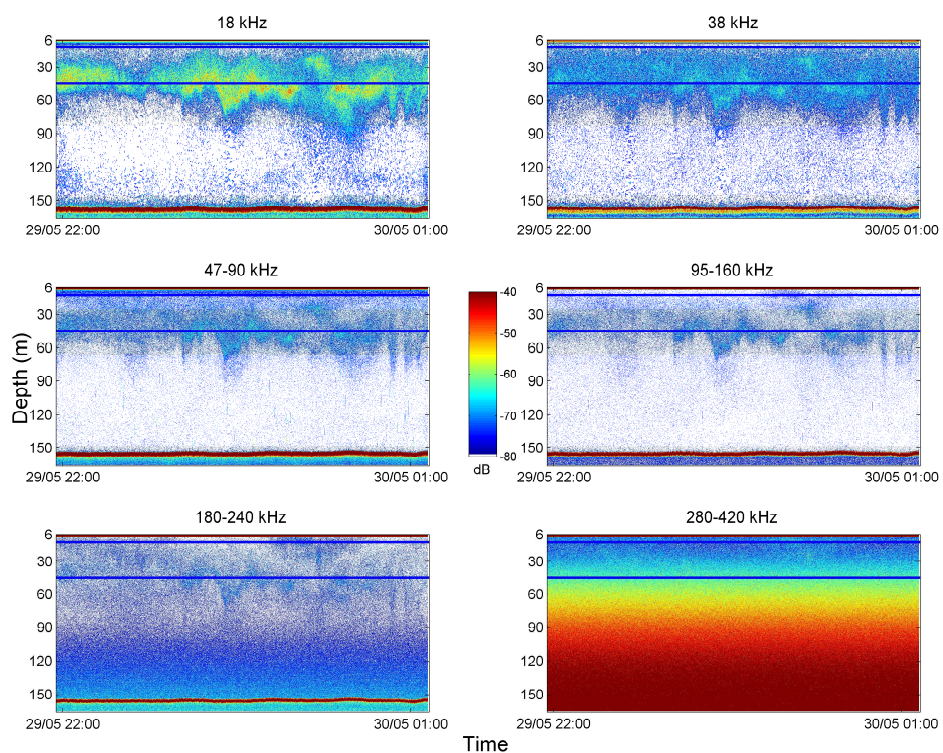


FIGURE 3.6 – Echogrammes  $S\nu$  bande étroite (18-38 kHz) et large bande après compression d'impulsion (autres fréquences) enregistrés pendant les échantillonnages biologiques de nuit dans la zone 1. La ligne verticale noire sépare les données collectées le 27 et 28 mai. Les lignes horizontales bleu foncé représentent les limites de la couche de surface de nuit.



(a)



(b)

FIGURE 3.7 – Echogrammes  $Sv$  bande étroite (18-38 kHz) et large bande après compression d'impulsion (autres fréquences) enregistrés pendant les échantillonnages biologiques de jour (a) et de nuit (b) dans la zone 2. Les lignes horizontales bleu claire, rouge et bleu foncé représentent les limites des couches de surface de jour, de fond de jour et de surface de nuit, respectivement.



### 3.3.2 Résultats

#### Échantillonnages biologiques

Les densités et les longueurs moyennes des organismes échantillonnées dans la couche de surface de nuit de la zone 1 et toutes les couches échantillonnées dans la zone 2 sont présentées dans le tableau 3.7.

La couche de surface de nuit de la zone 1 était composée d'un mélange des organismes échantillonnés dans les couches de surface et de fond présentées dans la section précédente :

- la couche de surface de nuit présentait des densités de ptéropodes ( $4620 \text{ ind.m}^{-3}$ ) et de copépodes ( $1400 \text{ ind.m}^{-3}$ ) similaires à celles observées dans la couche de surface de jour (respectivement des densités de 5360 ptéropodes et 1400 copépodes par  $\text{m}^3$ , voir section 3.2).
- la couche de surface de nuit présentait des densités de poissons porteurs de vessies gazeuses ( $0.0098 \text{ ind.m}^{-3}$ , principalement des juvéniles de *Crystallogobius linearis* et de *Carapus acus*) et de grands siphonophores ( $0.11 \text{ ind.m}^{-3}$ ) similaire à celles observées dans la couche de fond de jour (respectivement une densité de 0.0065 poissons à vessie et 0.082 grands siphonophores par  $\text{m}^3$ , voir section 3.2).

En revanche, cette couche présentait de nombreux ( $30 \text{ ind.m}^{-3}$ ) grands euphausiacés (12.5 mm) contrairement aux couches échantillonnées de jour. De plus, aucun petit siphonophore n'a été échantillonné dans cette couche. Des petits pneumatophores correspondant à ces organismes ont tout de même été retrouvés en nombre dans les captures des WP2 effectué de nuit ( $14 \text{ ind.m}^{-3}$ ), mais comme ces filets intégraient toute la colonne d'eau, ces densités n'ont pas été utilisées dans la suite de l'analyse.

La couche de surface de jour de la zone 2 était caractérisée par une densité importante de copépodes ( $1870 \text{ ind.m}^{-3}$ ), quelques petits euphausiacés ( $3.8 \text{ ind.m}^{-3}$  de 5.55 mm) et un nombre réduit de larves de poissons (trois *Belone belone* et deux *Ciliata mustela*).

La couche profonde de jour de la zone 2 était caractérisée par une faible densité de petits euphausiacés ( $0.5 \text{ ind.m}^{-3}$  de 5.75 mm), quelques juvéniles du poisson sans vessie *Argentina sphyraea* ( $0.0034 \text{ ind.m}^{-3}$ ) ainsi que quelques juvéniles de poissons porteurs de vessie natatoire ( $0.0034 \text{ ind.m}^{-3}$ ), composés en majorité de *Mauroliticus muelleri* (90%). Les 10% restants étaient composés de *Crystallogobius linearis*, gobidae, *Merluccius merluccius*, *Carapus acus*, Callionymidae et Scophthalmidae.

La couche de surface de nuit de la zone 2 présente une composition similaire en juvéniles de poisson à la couche profonde de jour de la même zone, mais avec des densités

supérieures :  $0.064 \text{ ind.m}^{-3}$  de *Maurolicus muelleri* et d'autres juvéniles de poisson à vessie, ainsi que  $0.0071 \text{ ind.m}^{-3}$  de *Argentina sphyraea*. Cette couche présentait de plus une densité deux fois plus forte de copépodes que la couche de surface de jour ( $3120 \text{ ind.m}^{-3}$  pour  $1870 \text{ ind.m}^{-3}$ ), ainsi qu'une forte densité de grand euphausiacés ( $11 \text{ ind.m}^{-3}$  pour 14.3 mm).

Un seul siphonophore et peu de ptéropodes (entre 1 et  $3.5 \text{ ind.m}^{-3}$ ) ont été échantillonnés dans toutes les couches de la zone 2.

TABLEAU 3.7 – Densités et longueurs des principaux réflecteurs, pour chaque zone et profondeur de couche. STD : Deviation Standard

Réflecteurs	Couche de surface			Zone 1 couche de fond			Couche de nuit			Zone 2 couche de fond			Couche de nuit		
	Longueur moyenne (mm)	Longueur moyenne (STD)	Densité ( <i>ind/m<sup>3</sup></i> )	Longueur moyenne (mm)	Longueur moyenne (STD)	Densité ( <i>ind/m<sup>3</sup></i> )	Longueur moyenne (mm)	Longueur moyenne (STD)	Densité ( <i>ind/m<sup>3</sup></i> )	Longueur moyenne (mm)	Longueur moyenne (STD)	Densité ( <i>ind/m<sup>3</sup></i> )	Longueur moyenne (mm)	Longueur moyenne (STD)	Densité ( <i>ind/m<sup>3</sup></i> )
Euphausiacées	4.26 (2.22)	14.2	1.53	13.7 (9.15)	1.53	12.53 (7.39)	30.8	5.55 (4.33)	3.8	5.76 (2.75)	0.5	14.28 (5.80)	11		
Ptéroportes <i>Limacina</i> sp.	0.75 (0.12)	5358	126	0.71 (0.15)	126	0.54 (0.09)	4619	0.45 (0.014)	3.53	0.66 (0.25)	0.98	0.84 (0) <sup>b</sup>	NA <sup>b</sup>		
Copépodes	1.28 (0.37)	1403	126	1.41 (0.52)	126	1.37 (0.50)	1412	1.29 (0.32)	1871	1.38 (0.56)	70	1.34 (0.43)	3124		
Vessies natatoires de poissons <sup>a</sup>	1.53 (0) <sup>b</sup>	NA <sup>b</sup>	0.0065	0.52 (0.15)	0.0065	0.74 (0.22)	0.0068	0.88 (0.23)	0.00062	0.51 (0.11)	0.0034	0.60 (0.08)	0.064		
Poissons sans vessie natatoires <i>Argentina sphyraena</i>		21.5 (3.89)	22.5 (3.68)	0.012	22.5 (3.68)	22.5 (3.68)	0.066			19.5 (3.54)	0.0003	22.1 (3.84)	0.0071		
Pneumatophores de siphonophore physomes <sup>a</sup>	0.27 (0.11)	8.32	0.082	1.23 (0.31)	0.082	1.36 (0.56)	0.11			0.83 (0) <sup>b</sup>	NA <sup>b</sup>				
Méduses (famille: Pandelidae) <sup>c</sup>	30.1 (10)	0.033	0.006	24.47 (13.38)	0.006	37.44 (12.18)	0.0066	10 (0)	0.0002						
Crabes nageurs <i>Polypheus henslowii</i> <sup>c</sup>			0.0015	31.75 (3.54)	0.0015	30 (3.8)	0.0088			30 (0)	0.0015	30 (3.9)	0.0036		
Ctenaires <i>Pleurobrachia pileus</i> <sup>c</sup>			0.0022	13.6 (7)	0.0022	12.6 (3.5)	0.0027					8.4 (4.2)	0.301		

<sup>a</sup> la réponse acoustique du corps de ces organismes étant négligeable devant celle de leur inclusion gazeuse, les dimensions du corps de ces organismes ne sont pas présentés dans ce tableau

<sup>b</sup> Le seul organisme échantillonné n'as pas été considéré pour la modélisation de la réponse acoustique de la couche

<sup>c</sup> Ces organismes ne sont pas considéré dans la modélisation de la réponse acoustique des couches, à cause de leur densité et de leurs réponse acoustique faible

### Variabilité internes des couches diffusantes

Les résultats de la segmentation EM (Expectation Maximisation, Peña, 2018b) pour la couche de surface de nuit de la zone 1 ainsi que celle de toutes les couches de la zone 2 sont présentés dans les Figures de 3.8 à 3.11.

La couche de surface de nuit de la zone 1 (Figure 3.8) a été séparée en deux groupes stratifiés verticalement. Ces deux groupes présentaient des réponses fréquentielles très différentes : le groupe 1, le plus profond, présentait un spectre médian relativement stable autour de -60 dB, avec un pic à 38 kHz et une réponse légèrement croissante à partir de 280 kHz. Le groupe 2 présentait lui aussi un spectre relativement stable, avec un niveau médian plus élevé (autour de -54 dB). La forme générale du spectre de ce groupe était similaire à celle du groupe 2 de la couche de surface de jour de la zone 1 (figure 3 (a)) avec un maximum moins marquée à 70 kHz et un niveau à 18 kHz plus élevé. Les filets MIK ont échantillonné l'interface entre les deux groupes, tandis que le multinet a exclusivement échantillonné le groupe 1.

Les groupes de la couche de surface de jour de la zone 2 (Figure 3.9) ne présentaient aucune structure spatiale. La couche a donc été considérée comme homogène.

La couche profonde de jour de la zone 2 (Figure 3.10) a été séparée en 3 groupes très différents spectralement et spatialement, présentant une stratification avec la profondeur. Le groupe 2, central, était constitué d'une couche fine et sinueuse qui est remontée vers la surface au fil du temps. La réponse fréquentielle de cette couche présentait un pic important à 18 kHz dans un spectre relativement plat, à l'exception d'une bosse autour de 120 kHz. La très grande majorité des cellules d'écho-intégration situées au-dessus des cellules du groupe 2 ont été classées dans le groupe 3, dont la réponse acoustique médiane présentait un niveau très faible à 18 kHz, suivi d'un pic à 38 kHz et d'un niveau relativement stable sur le reste du spectre. Les cellules situées en-dessous du groupe 2 ont été classées dans le groupe 1, dont la réponse acoustique était caractérisée par un niveau très faible à 18 et 38 kHz suivi d'une réponse croissante de 60 à 120 kHz puis d'un spectre légèrement décroissant. Le MIK a échantillonné l'interface entre les groupes 2 et 3, tandis que le multinet a échantillonné l'interface entre le groupe 1 et 2.

La couche de surface de nuit de la zone 2 (Figure 3.11) a été séparée en deux groupes stratifiés verticalement. Ces deux groupes présentaient une réponse fréquentielle très similaire, à l'exception de la présence d'un pic de résonance à 18 kHz pour le groupe 2, absent du groupe 1. Les filets ont échantillonné les deux groupes dans les mêmes proportions.

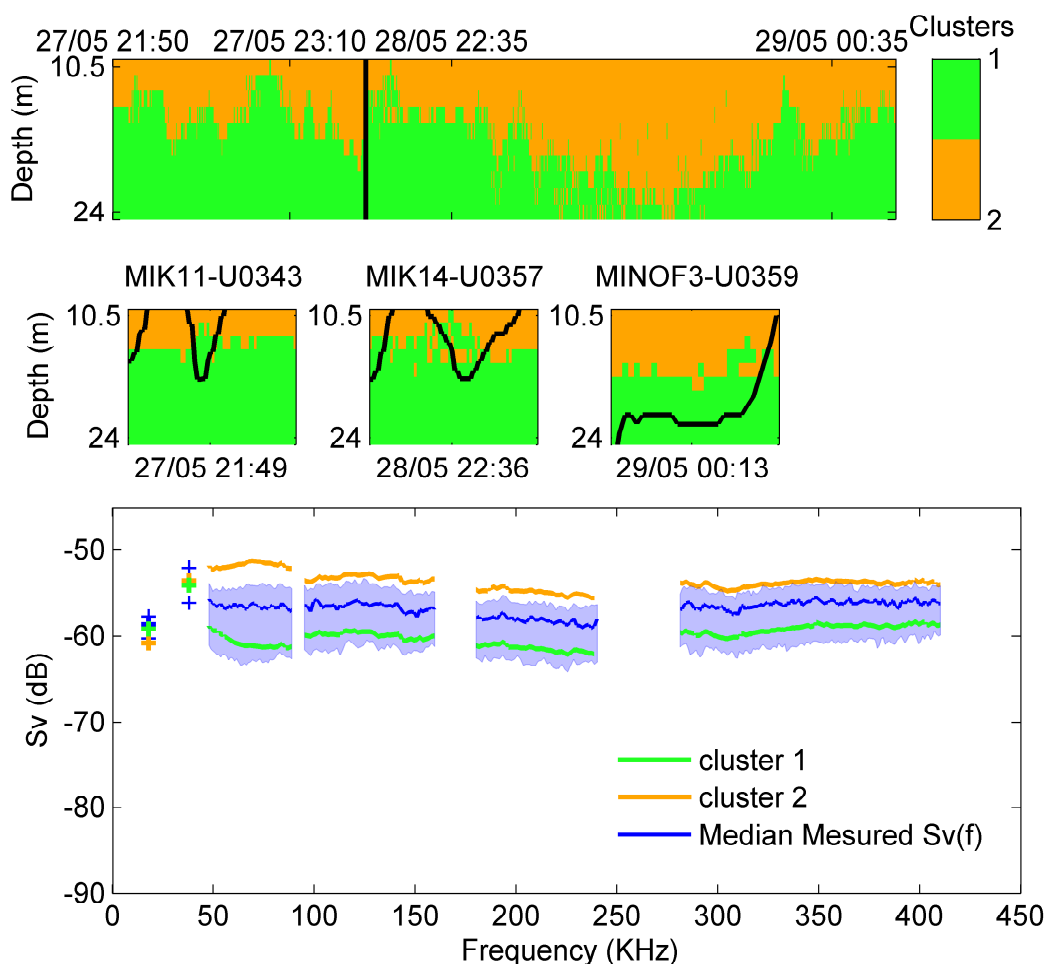


FIGURE 3.8 – Résultats de la segmentation Expectation Maximisation (EM) pour la couche de surface de nuit de la zone 1. Panneau du haut : répartition des cellules d'écho-intégration entre les groupes; la ligne noire sépare les données collectées le 27 mai (à gauche) des données collectées le 28 (à droite). Panneau du milieu : trajectoires des filets (ligne noire) au travers des différents groupes. Panneau du bas : comparaison de la réponse acoustique ( $S_v(f)$ ) mesurée pour cette couche avec le  $S_v(f)$  médian de chaque groupe.

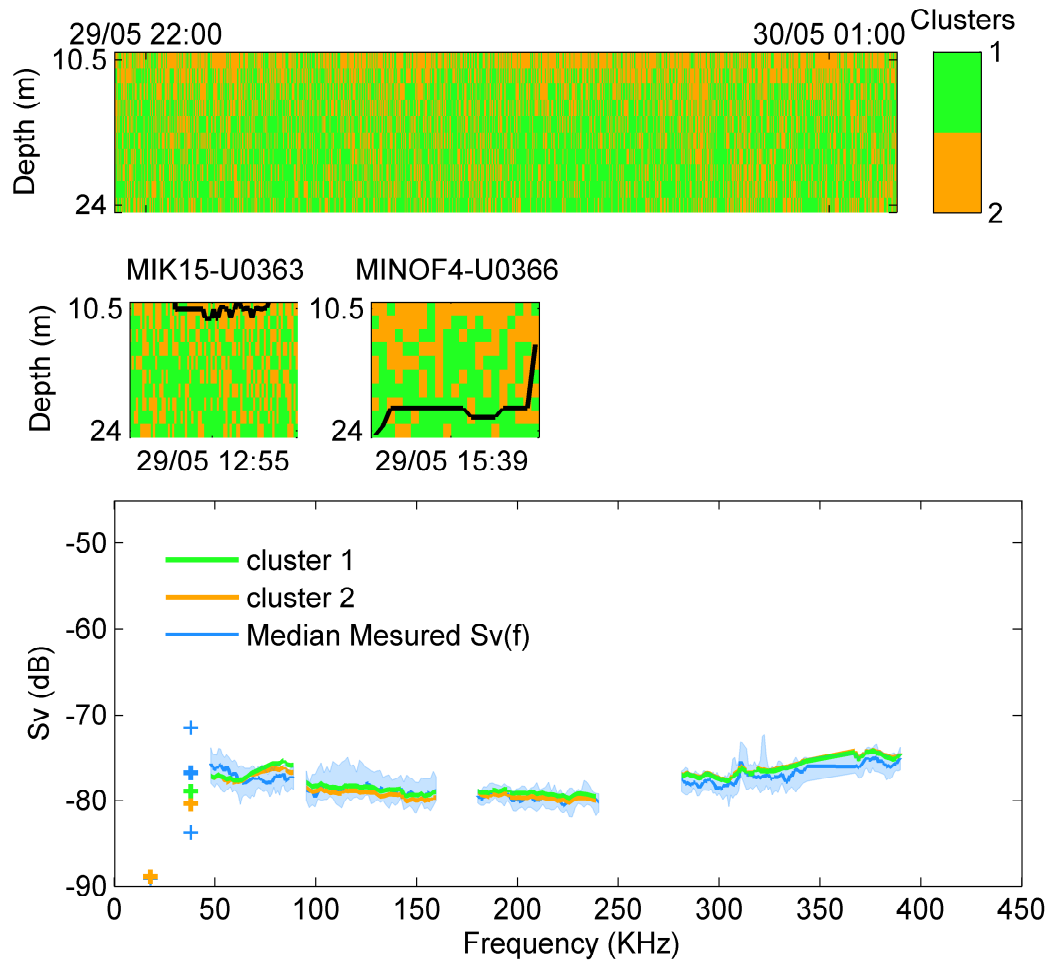


FIGURE 3.9 – Résultats de la segmentation Expectation Maximisation (EM) pour la couche de surface de jour de la zone 2. Panneau du haut : répartition des cellules d'écho-intégration entre les groupes. Panneau du milieu : trajectoires des filets (ligne noire) au travers des différents groupes. Panneau du bas : comparaison de la réponse acoustique ( $S_v(f)$ ) mesurée pour cette couche avec le  $S_v(f)$  médian de chaque groupe.



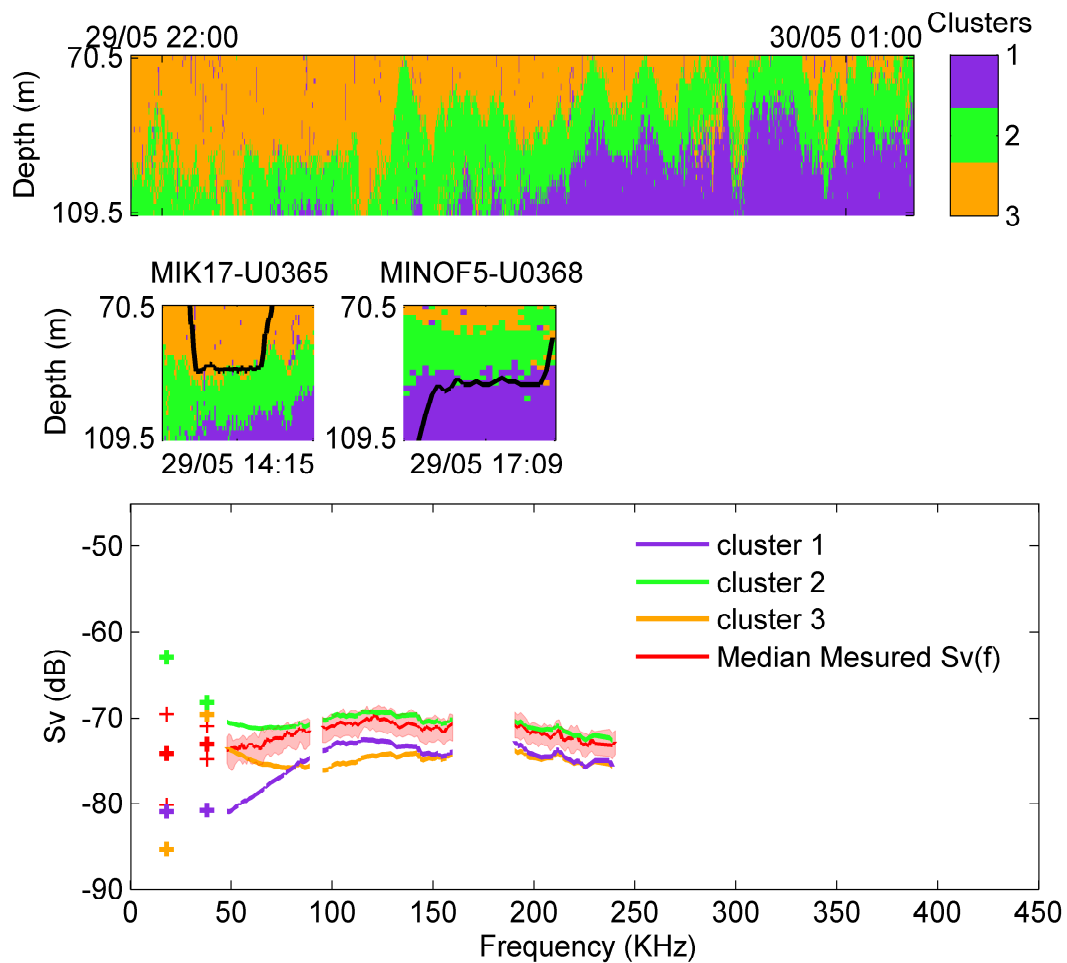


FIGURE 3.10 – Résultats de la segmentation Expectation Maximisation (EM) pour la couche de fond de jour de la zone 2. Panneau du haut : répartition des cellules d'écho-intégration entre les groupes. Panneau du milieu : trajectoires des filets (ligne noire) au travers des différents groupes. Panneau du bas : comparaison de la réponse acoustique ( $S_v(f)$ ) mesurée pour cette couche avec le  $S_v(f)$  médian de chaque groupe.

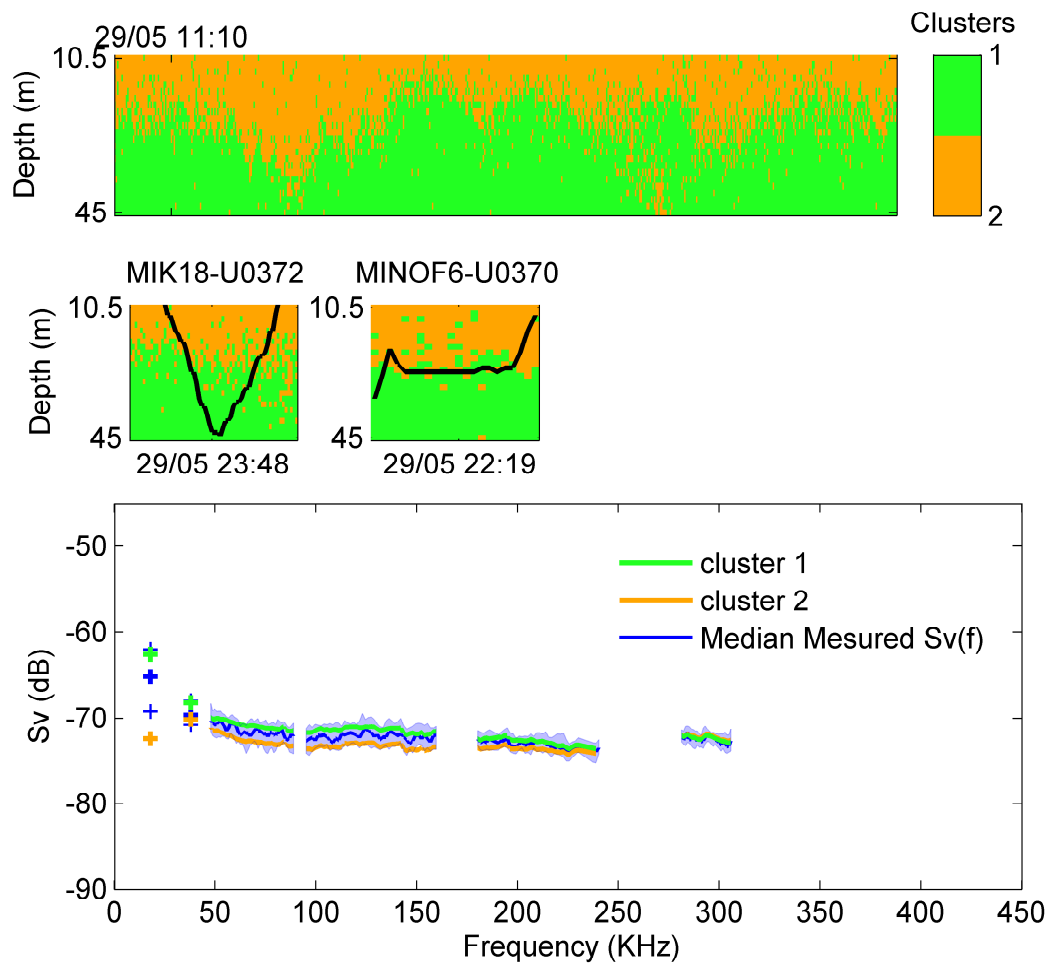


FIGURE 3.11 – Résultats de la segmentation Expectation Maximisation (EM) pour la couche de surface de nuit de la zone 2. Panneau du haut : répartition des cellules d'écho-intégration entre les groupes. Panneau du milieu : trajectoires des filets (ligne noire) au travers des différents groupes. Panneau du bas : comparaison de la réponse acoustique ( $S_v(f)$ ) mesurée pour cette couche avec le  $S_v(f)$  médian de chaque groupe.

### Approche directe

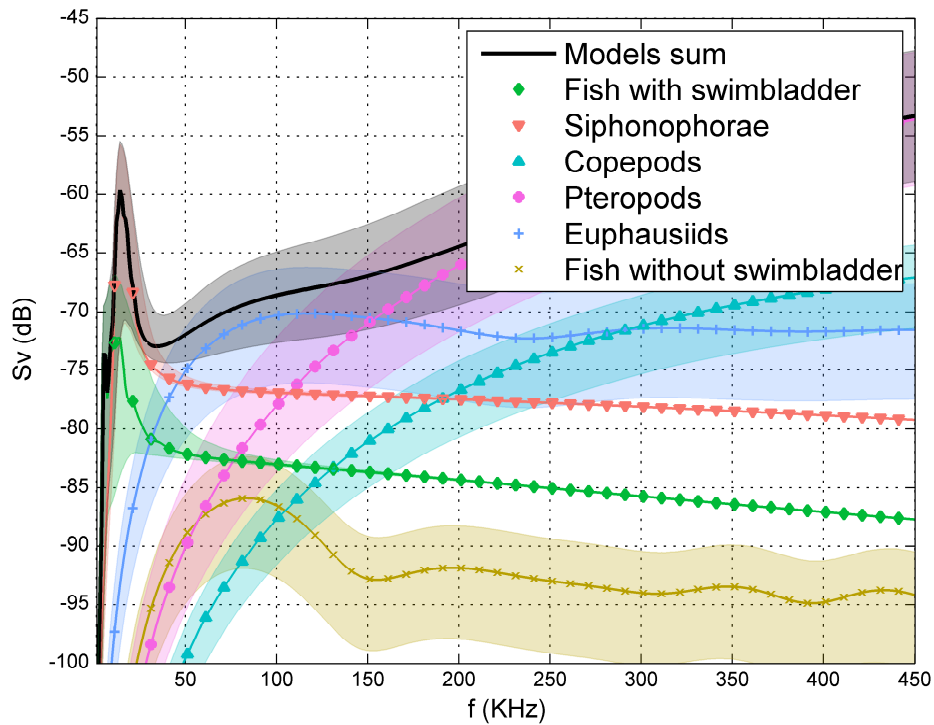
Les comparaisons entre les  $S_\nu(f)$  prédits et mesurés pour les couches diffusantes étudiées sont présentées dans la Figure 3.12 (couche de surface de nuit de la zone 1), et les figure 3.13, 3.14 et 3.15 (couches de la zone 2).

Le  $S_\nu(f)$  prédit de la couche de surface de nuit de la zone 1 (Figure 3.12 (a)) est similaire à celui de la couche profonde de jour de la zone 1 (Figure 4 (c)). Il y a une bonne correspondance entre les réponses prédites et mesurées à 18 kHz et sur la bande du 333 kHz, dominées respectivement par les contributions des grands siphonophores et des ptéropodes. Le spectre mesuré était très dissemblable du spectre prédit entre 38 et 160 kHz, ce qui indique que cette partie du spectre n'était donc pas expliquée par les organismes échantillonnés (Figure 3.12 (b)).

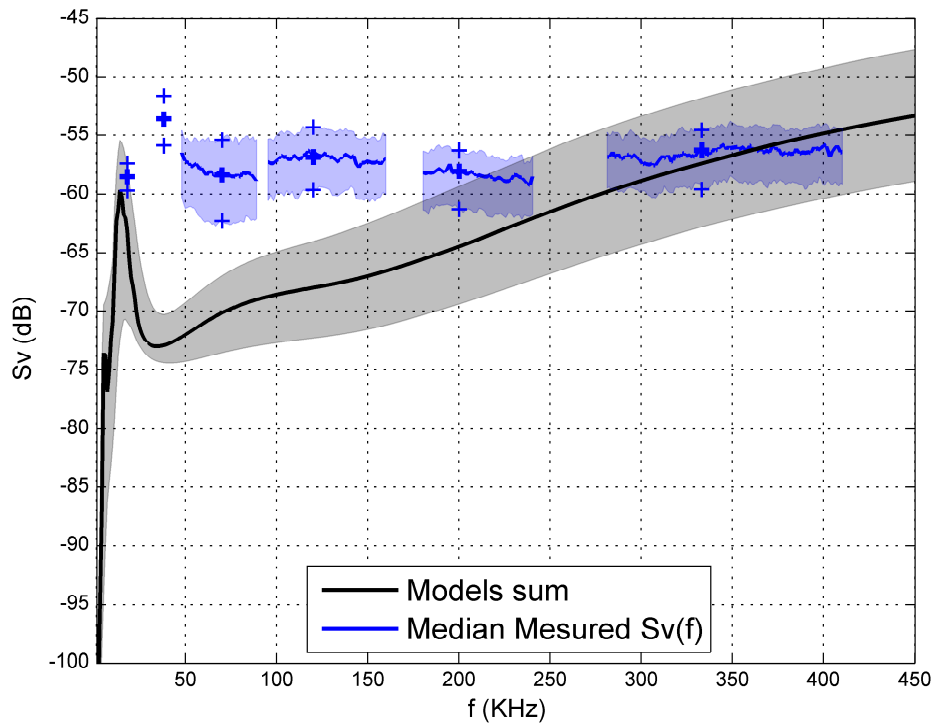
Le  $S_\nu(f)$  prédit (Figure 3.13 (a)) de la couche de surface de jour de la zone 2 est dominé, en dessous de 38 kHz, par la réponse des quelques poissons à vessie capturés et par la réponse des copépodes aux fréquences supérieurs à 38 kHz. La réponse mesurée ne correspond pas à la réponse prédite avant 175 kHz, mais les deux spectres sont assez similaires aux fréquences plus élevées. La réponse mesurée à 18 kHz étant très faible, il était difficile de dire si elle était bien due aux poissons échantillonnés (Figure 3.13 (b)).

Le  $S_\nu(f)$  prédit (Figure 3.14 (a)) de la couche profonde de jour de la zone 2 est dominé par la réponse des poissons à vessie de 18 à 150 kHz, et par la réponse des copépodes aux fréquences plus élevées. La réponse prédite est inférieure de plus de 15 dB à la réponse mesurée et ne présente pas la forme de dôme observé sur le spectre mesuré (Figure 3.14 (b)). Les deux spectres ne correspondent ni en forme ni en niveau.

Le  $S_\nu(f)$  prédit (Figure 3.15 (a)) d la couche de surface de nuit est dominé par la réponse des poissons à vessie de 18 à 70 kHz, la réponse des euphausiacés de 70 à 180 kHz et la réponse des copépodes à plus haute fréquence. La réponse prédite et la réponse mesurée sont très similaires sur l'intégralité du spectre (Figure 3.15 (b)).

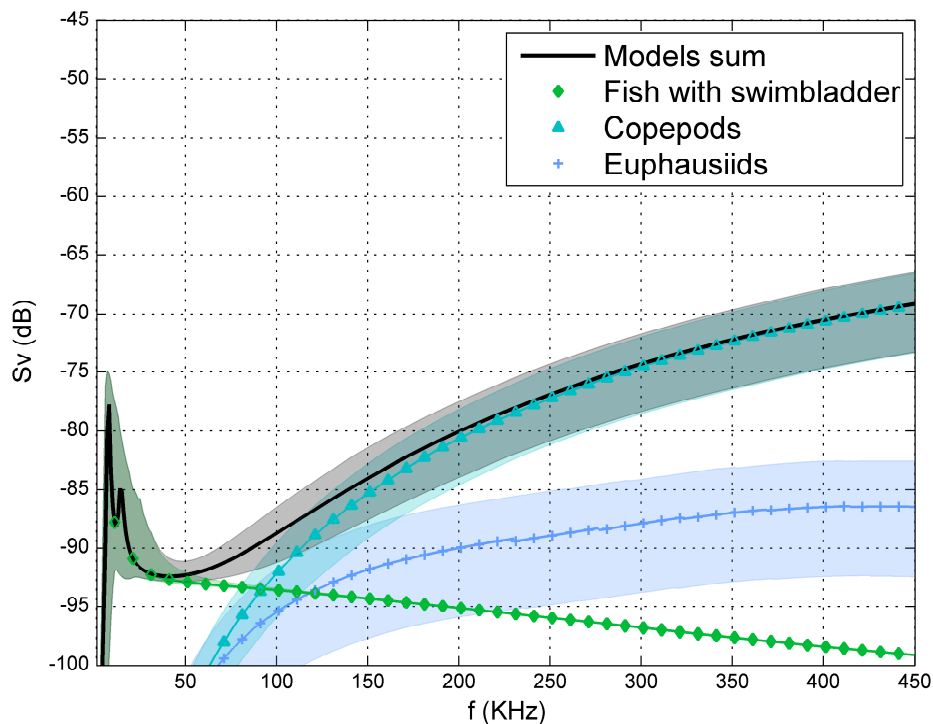


(a)

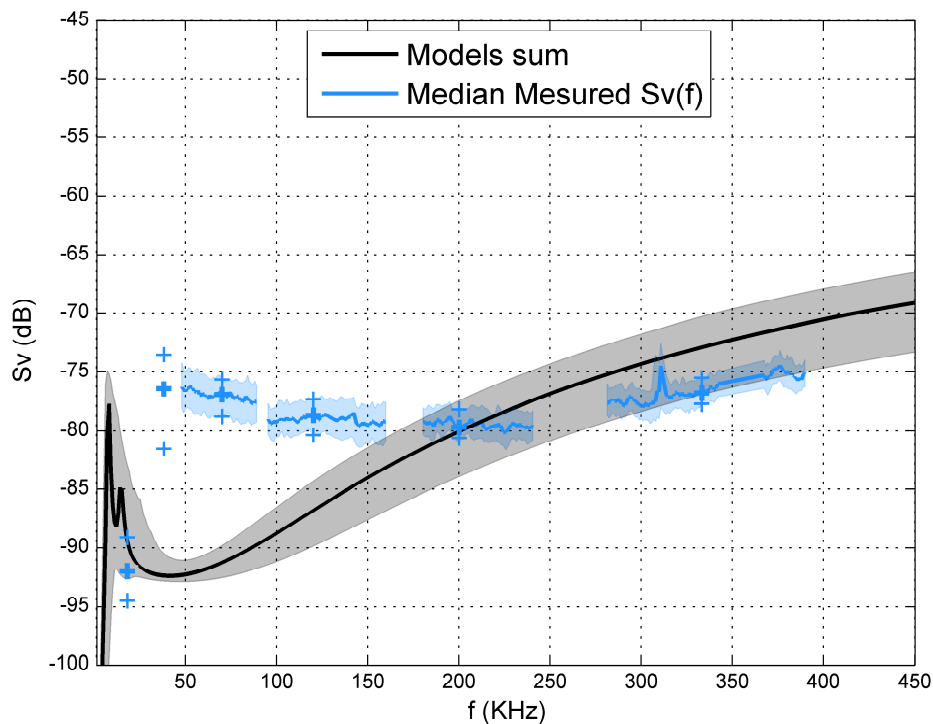


(b)

FIGURE 3.12 – Résultats de l'approche directe pour la couche de surface de nuit de la zone 1 : la réponse acoustique modélisée des différents types d'organismes capturés est présentée sur la figure (a). Zone colorée autour des  $S_v(f)$  modélisé : intervalle de confiance entre les percentiles 5% et 95% de l'analyse d'incertitude. La comparaison réponse acoustique mesurée (ligne bleue foncé) et prédite (ligne noire) est présentée sur la figure (b). Zones colorées autour du  $S_v(f)$  mesuré : intervalle de confiance entre les percentiles 25% et 75%.

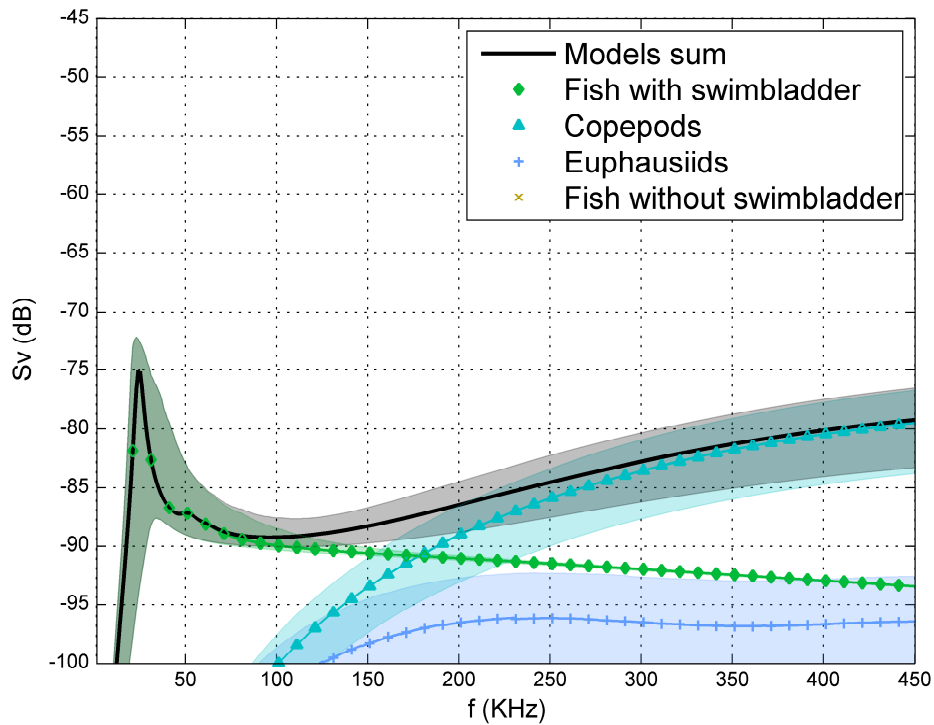


(a)

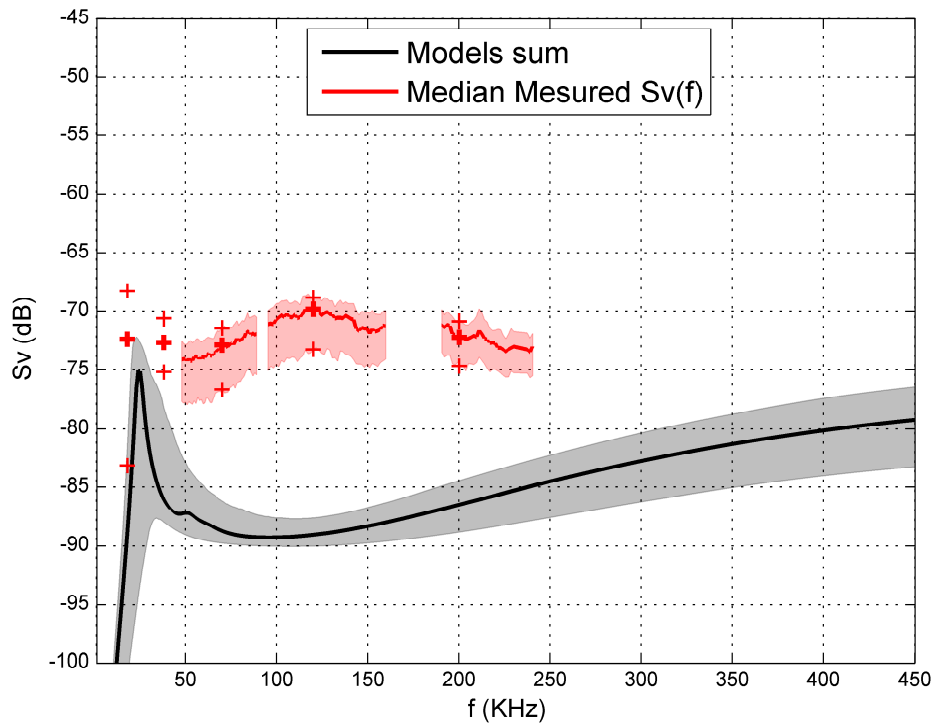


(b)

FIGURE 3.13 – Résultats de l’approche directe pour la couche de surface de jour de la zone 2 : la réponse acoustique modélisée des différents types d’organismes capturés est présentée sur la figure (a). Zone colorée autour des  $S_v(f)$  modélisés : intervalle de confiance entre les percentiles 5% et 95% de l’analyse d’incertitude. La comparaison réponse acoustique mesurée (ligne bleu clair) et prédite (ligne noire) est présentée sur la figure (b). Zones colorées autour du  $S_v(f)$  mesuré : intervalle de confiance entre les percentiles 25% et 75%.

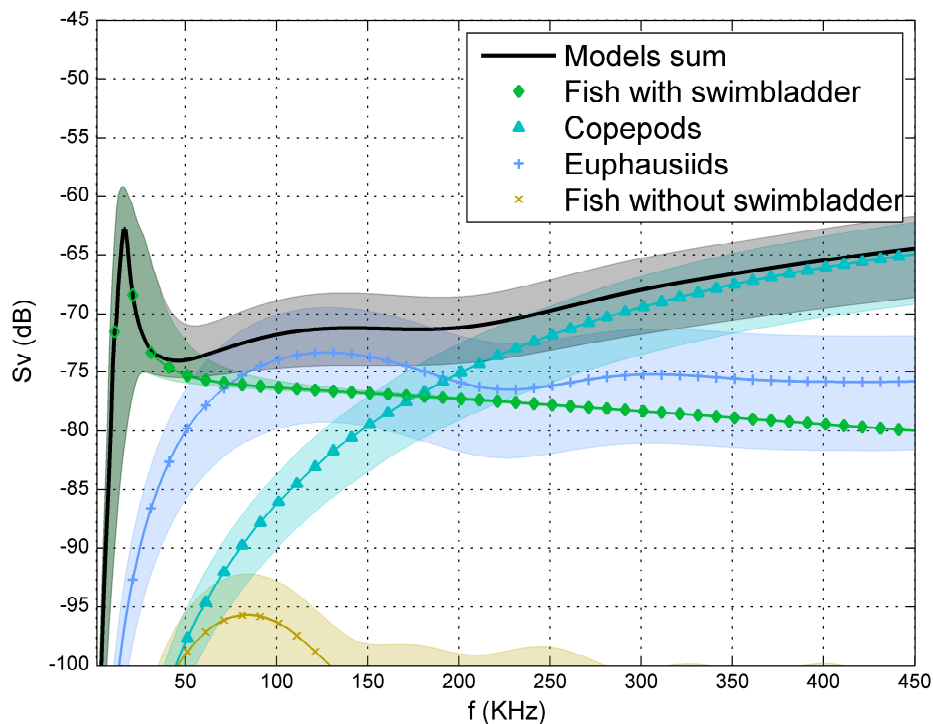


(a)

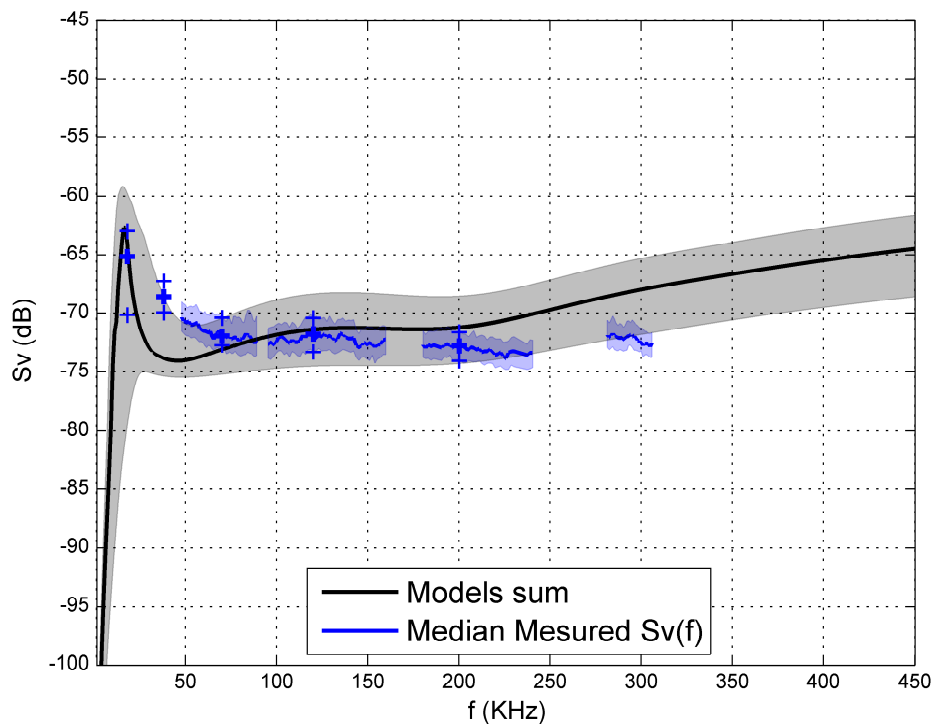


(b)

FIGURE 3.14 – Résultats de l’approche directe pour la couche de fond de jour de la zone 2 : la réponse acoustique modélisée des différents types d’organismes capturés est présentée sur la figure (a). Zone colorée autour des  $S_v(f)$  modélisés : intervalle de confiance entre les percentiles 5% et 95% de l’analyse d’incertitude. La comparaison réponse acoustique mesurée (ligne rouge) et prédite (ligne noire) est présentée sur la figure (b). Zones colorées autour du  $S_v(f)$  mesuré : intervalle de confiance entre les percentiles 25% et 75%.



(a)



(b)

FIGURE 3.15 – Résultats de l’approche directe pour la couche de surface de nuit de la zone 2 : la réponse acoustique modélisée des différents types d’organismes capturés est présentée sur la figure (a). Zone colorée autour des  $S_v(f)$  modélisés : intervalle de confiance entre les percentiles 5% et 95% de l’analyse d’incertitude. La comparaison réponse acoustique mesurée (ligne bleu foncé) et prédite (ligne noire) est présentée sur la figure (b). Zones colorées autour du  $S_v(f)$  mesuré : intervalle de confiance entre les percentiles 25% et 75%.

### 3.3.3 Discussion

La composition de la couche diffusante de nuit de la zone 1 présente beaucoup de similitudes avec les compositions des couches de surface et de fond échantillonnées dans la même zone de jour. La couche diffusante de nuit de la zone 1 était composée de deux strates (Figure 3.8) : la réponse fréquentielle de la partie supérieure était similaire à la couche de surface de jour de la même zone. Le  $S_\nu(f)$  de la partie inférieure était caractérisée par un pic de résonance à 38 kHz qui ne pouvait être produit par aucun des organismes échantillonnés. Si les traits verticaux de filet WP2 effectués de nuit ont échantillonné une densité importante de petits siphonophores, le multinet n'en a échantillonné aucun. Nous pouvons faire l'hypothèse que les petits siphonophores étaient situés dans la partie supérieure de la couche (comme dans la couche de surface de jour de la même zone), tandis que d'autres organismes non échantillonnés, résonant à des fréquences plus basses étaient situés dans la partie inférieure. Ces organismes non échantillonnés pourraient par exemple être des siphonophores de taille intermédiaire, mais aucun n'a été échantillonné.

D'autres réflecteurs pourraient aussi participer à la réponse acoustique de cette couche de surface, de jour comme de nuit. Ainsi une microstructure physique (Lavery et al., 2007, 2010) dû aux contrastes notables de température et de salinité entre 0 et 25m (voir figure C.3 de l'annexe C), pourrait impliquer une réponse acoustique significative, qui s'ajouterait à celle des autres réflecteurs présents. Ne disposant pas des outils physiques nécessaires à la mesure de la diffusion acoustique de tel structures (Lavery et al., 2007), nous avons fait l'hypothèse que cette réponse acoustique était négligeable par rapport à la très forte réponse des ptéropodes et siphonophores.

Les couches diffusantes échantillonnées dans la zone 2 présentaient des compositions très différentes de celles de la zone 1, mais ont été, à l'exception de la couche de nuit, assez mal échantillonnées. La couche de surface de jour présentait un niveau d'énergie acoustique bas, et si la réponse des copépodes expliquait bien le  $S_\nu(f)$  au-dessus de 200 kHz, le reste de la réponse ne correspondait pas aux captures. Ces larges différences entre réponses fréquentielles prédites et observées peuvent s'expliquer par le fait que les couches diffusantes peu denses sont généralement difficiles à échantillonner avec des filets car la probabilité qu'un réflecteur soit sur la trajectoire du filet est plus faible du fait de leur faible densité.

La couche diffusante de fond observée de jour dans la zone 2 présentait elle aussi un décalage important entre réponse prédite et mesurée. L'organisme dominant la couche à basse fréquence a cependant été identifié, même si les quantités échantillonnées sont insuffisantes pour expliquer la réponse mesurée de la couche de fond. Il s'agit du poisson mésopélagique *Maurolicus muelleri*. Le sous échantillonnage de ces poissons peut être expliqué par leurs capacités (Kaartvedt et al., 2012) et par le fait que les filets n'ont pas



échantillonné la partie centrale la plus dense de la couche.

Ces poissons mésopélagiques, associés à des euphausiacés et à des copépodes ont été retrouvés en quantité plus importante dans la couche diffusante de surface de nuit dans la même zone. La réponse prédite de cette couche correspondait très bien à la réponse mesurée. *Maurolicus muelleri* était le réflecteur dominant de 18 à 75 kHz, les euphausiacés de 50 et 175 kHz et les copépodes aux fréquences plus élevées. La couche était assez homogène, la différence de niveau à 18 kHz entre ces deux strates pourrait plutôt être due aux décalages de la position du pic de résonance des poissons mésopélagiques avec la profondeur, qu'à une réelle différence de composition. Ce résultat indique qu'il est plus facile d'échantillonner le micronecton en surface de nuit que dans une couche profonde de jour.

Nous pouvons noter que la réponse modélisée des ptéropodes et copépodes est généralement plus faible que la réponse mesurée pour les fréquences situées au milieu de la bande (180-220 kHz). Dans la fin de la bande de fréquence (> 300 kHz) leur réponse est, par opposition, généralement aux dessus de la réponse mesurées (Figures 3.4 et 3.12). Ce décalage pourrait être dû à des comportements d'agrégations non prévus par les modèles (impliquant par exemple la "toile" de mucus des ptéropodes, [Gilmer and Harbison, 1986](#)), ces petits organismes s'agglomérant pour se comporter comme des réflecteurs plus gros, mais en moins grande densité, décalant la courbe de réponse prédite vers les plus basses fréquences. Il est difficile de tenir compte de ce genre de comportement, car ils sont très difficiles à documenter.

Ce chapitre nous a permis d'identifier certains des organismes GB à l'origine de couches diffusantes du GdG, tels que les siphonophores ou les poissons mésopélagiques. Nous avons également mis en évidence l'hétérogénéité verticale de certaines couches diffusantes, et l'impact potentiel de cette hétérogénéité sur les échantillonnages biologiques. L'acoustique large bande a été identifiée comme étant un outil essentiel lors d'échantillonnage de petits organismes résonants, en permettant de résoudre précisément leurs pics de résonances. Toutefois les échantillonnages présentés dans ce chapitre ont été effectués à fine échelle, et il n'est pas possible de savoir si les couches observées ici sont représentatives des couches du GdG. Pour répondre à cette question, nous étudions dans le chapitre suivant la répartition à large l'échelle des couches diffusantes observées dans ce chapitre, et notamment la couche de siphonophores de surface.



## Chapitre 4

# Cartographie de couches diffusantes denses à large échelle

*"-[Lancelot] On vous demande si vous pensez que les cartes sont obsolètes!*

*-[Perceval] Bas c'est pas faux"*

*- Alexandre Astier, Kaamelott, livre I, épisode 28*



## 4.1 Introduction

La distribution spatio-temporelle du mésozooplancton est étudiée depuis longtemps à l'aide de filets (Steele, 1978; Wiebe and Benfield, 2001; Pesant et al., 2015) ou d'outils de prélèvement plus automatiques comme le "Continuous Plankton Recorder" (Colebrook, 1978; Reid et al., 2003). Dans le golfe Gascogne, ces études ont été menées essentiellement à l'aide de filets (Sourisseau and Carlotti, 2006; Ibaibarriaga et al., 2007; Albaina and Irigoien, 2007; Dessier et al., 2018), et se sont donc concentrées sur les organismes classiquement échantillonnés à l'aide des filets à plancton, notamment les copépodes. Les organismes gélatineux, comme les siphonophores, sont généralement détruits par ces filets (Pugh, 1989). Peu d'études sont donc axées spécifiquement sur ces organismes (Pugh, 1975, 1984) et elles se concentrent généralement sur les siphonophores calyco-phores (i.e. pourvus d'un organe de flottaison lipidique), plus abondant et plus facile à dénombrer (Blackett et al., 2014). La répartition spatiale des siphonophores physonectes, pourvus d'un organe de flottaison (ou pneumatophore) rempli de gaz, est ainsi mal connue (Mackie et al., 1988; Mapstone, 2014). Ces organismes pourraient cependant jouer un rôle écologique plus important qu'escompté (Robison, 2004), en exerçant une pression de prédation non-négligeable sur le mésozooplancton et les jeunes stades de développement des poissons (Choy et al., 2017). En cas de prolifération, ils peuvent également présenter un impact négatif sur les activités économiques, par exemple en colmatant les filets de pêche commerciale (Rogers et al., 1978; Knutsen et al., 2018), ou en tuant certains poissons d'aquaculture (Båmstedt et al., 1998).

Comme vu au chapitre précédent, la réponse acoustique des siphonophores physonectes peut être très forte même en faible densité (Stanton et al., 1994), notamment lorsque leur inclusion gazeuse résonne à la fréquence de l'engin d'échantillonnage acoustique. Les siphonophores physonectes peuvent donc être très visibles sur les échogrammes, si la fréquence employée est proche de la fréquence de résonance de leur inclusion gazeuse. L'acoustique halieutique est donc un moyen d'échantillonnage privilégié pour étudier leurs distributions spatiales (Benfield et al., 2003). Comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, il est cependant difficile de collecter des données complémentaires permettant de confirmer la présence de siphonophores physonectes détectés par acoustique. Cette incapacité à confirmer la présence de siphonophores limite l'utilisation de l'acoustique active pour la cartographie de leur distribution (Mair et al., 2005; Proud et al., 2018).

Lorsque la taille du pneumatophore est connue, il est possible de modéliser précisément le pic de résonance en fonction de la fréquence du signal acoustique (Warren, 2001; Benfield et al., 2003; Kloser et al., 2016). À la différence de l'acoustique bande étroite, l'acoustique large bande permet de caractériser finement cette résonance (Stanton et al.,

2012; Bassett et al., 2018, chapitre précédent). Ceci pourrait permettre d'inférer par inversion la taille du pneumatophore et la densité des organismes à partir des données *in situ*. De plus, si les pics de résonance des siphonophores physonectes observés par acoustique large bande sont suffisamment caractéristiques de leur présence dans un écosystème à une période donnée, des cartes de distribution de ces organismes pourraient être dérivées de données acoustiques large bande collectées à méso-échelle lors de campagnes à la mer.

L'objectif de ce chapitre est d'étudier l'occurrence dans le golfe de Gascogne (GdG) de la réponse fréquentielle de la couche diffusante dense (CDD) de petits siphonophores identifiée formellement dans le chapitre 3, afin de cartographier leur distribution.

## 4.2 Matériels et Méthodes

### 4.2.1 Données acoustiques

Les données acoustiques utilisées dans cette étude ont été collectées pendant la campagne PELGAS 2016 (Doray et al., 2016b) dans le GdG. Deux jeux de données ont été utilisés :

- Données collectées de jour et de nuit dans la zone 1 (cf. chapitre 3, échogrammes Figure 4.1, zone 1 sur la Figure 4.2).
- Données « large échelle » collectées dans le GdG de façon opportuniste lors de la campagne PELGAS 2016 de jour et de nuit. Pour ne pas interférer avec les acquisitions de données acoustiques bande étroite nécessaires à la campagne PELGAS (Doray et al., 2018), ces données large bande ont été principalement acquises durant la nuit, mais aussi lors de quelques transits de jour. La répartition de ces données dans le GdG est présentée dans la Figure 4.2. Ce jeu de données est constitué de plusieurs "parcours", qui correspondent à des séquences continues spatialement et temporellement d'acquisitions acoustiques, de jour ou de nuit (voir position des différents parcours sur la Figure D.1 de l'annexe). Nous avons incorporé dans ces parcours les acquisitions effectuées dans les "carrés" parcourus à 2.5 nœuds, de jour et de nuit, autour des zones 1 (du 27 au 29 mai) et 2 (du 29 au 31 mai), en sus des acquisitions effectuées lors des échantillonnages biologiques (présentés dans le chapitre précédent).

Les données acoustiques utilisées dans ce chapitre ont été obtenues à l'aide de deux sondeurs EK60 émettant en bande étroite à 18 et 38 kHz ainsi que trois sondeurs EK80 émettant en large bande autour des fréquences centrales 70, 120 et 200 kHz. Les détails des réglages et de la calibration des échosondeurs ont été présentés dans le chapitre 3. Afin d'éviter les interférences, les différents sondeurs ont émis séquentiellement, avec une cadence de tir variable en fonction de la sonde (voir Tableau 4.1). Les données large bande (LB) ont été traitées avec une fenêtre de Fourier de 5 kHz, fournissant une résolution spatiale de 0.15 m. Toutes les données ont été écho-intégrées avec une résolution horizontale de 10 pings et une résolution verticale de 1 m.

TABLEAU 4.1 – Cadence de tir en fonction de la profondeur. Les émissions étant séquentielles, l'intervalle entre deux émissions du même sondeur correspond à six fois cette cadence de tir.

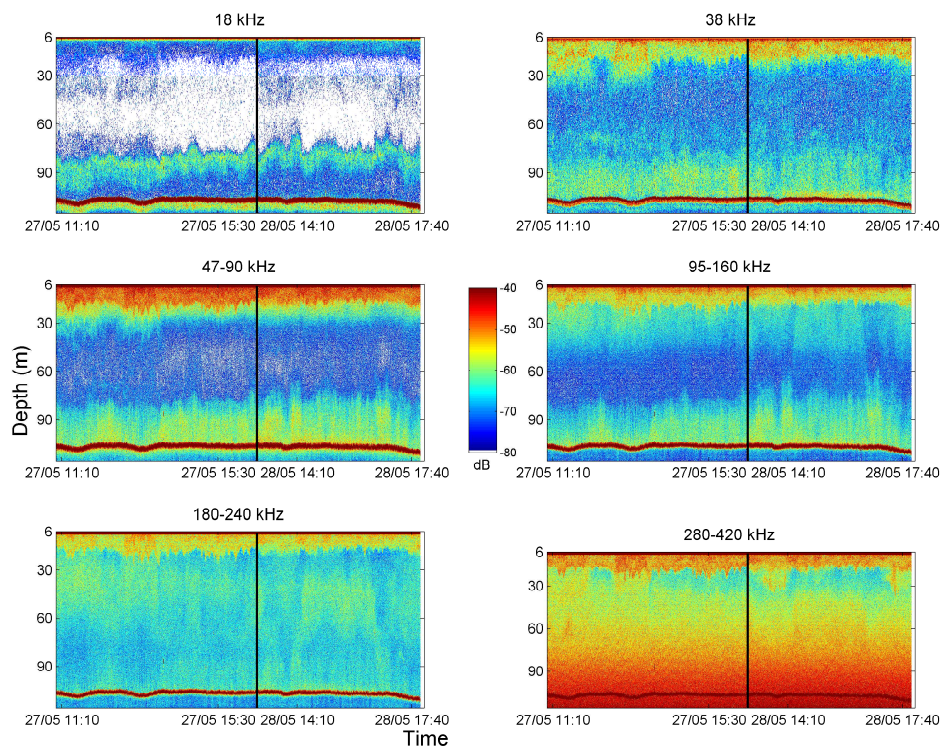
Profondeur (m)	0-30	30-50	50-75	75-100	100-125	125-150	150-175	175-200
Cadence de tir (s)	0.35	0.40	0.45	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9

Toutes les données LB acquises durant la campagne PELGAS 2016 n'ont pas été incorporées dans le jeu de données à large échelle. En effet, les données présentant des parasites acoustiques ont été retirées. Les données acquises de nuit lorsque le navire était

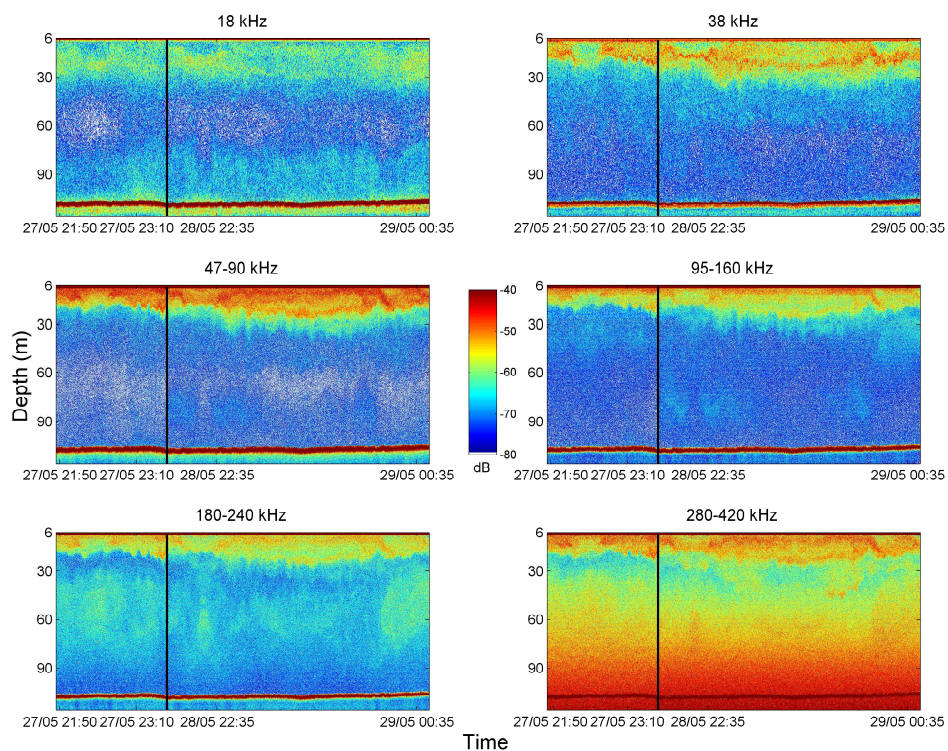
en station n'ont pas été incluses, car les lumières du bateau pourraient avoir un impact sur la répartition des couches (Peña, 2018a). De même, les données acquises une heure avant/après la tombée de la nuit et le lever du jour ont également été retirées afin de ne pas inclure la migration nycthémerale des couches. Enfin, les données LB acquises en début de campagne ont été retirées, car elles présentaient une configuration acoustique différente du reste de la campagne. Ce filtrage des données a conduit à considérer un jeu de données spatialement non homogène, collecté principalement dans le Nord du GdG (Figure 4.2).

Dans le chapitre 3, nous avons montré que les couches diffusantes situées près du fond et en surface changent de composition et de réponse fréquentielle entre le jour et la nuit dans une même zone. Les données acquises de jour et de nuit ont donc été traitées séparément.





(a)



(b)

FIGURE 4.1 – Echogrammes bande étroite (18-38 kHz) et large bande après compression d'impulsion (autres bandes de fréquences) enregistrés pendant les échantillonnages biologiques de jour (a) et de nuit (b) dans la zone 1. La ligne verticale noire sépare les données collectées le 27 et 28 mai.

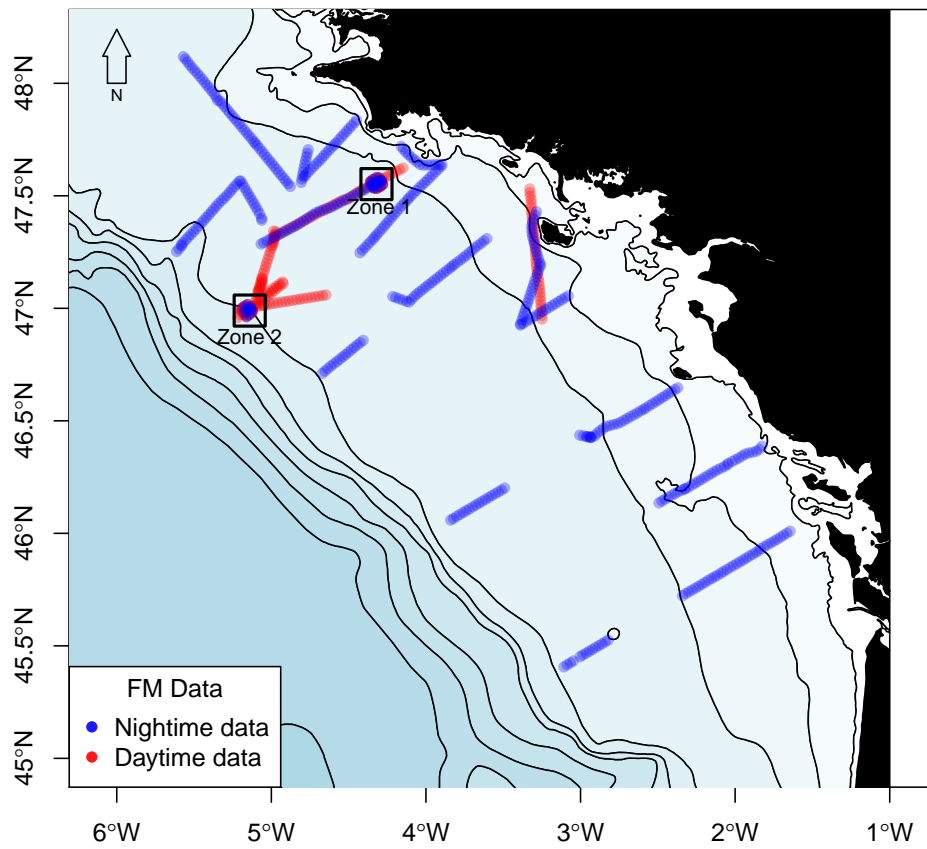


FIGURE 4.2 – Répartition des données large bande ("Frequency Modulation", FM) utilisées dans ce chapitre, ainsi que position des zones d'échantillonnages détaillé dans le chapitre 3. Points bleus : données collectées de nuit, points rouges : données collectées de jour.

### 4.2.2 Méthodes d'analyses

Dans un premier temps, les échogrammes collectés de jour et de nuit dans la zone 1 ont été segmentés avec une méthode de classification non supervisée, afin de faire une typologie des couches diffusantes, basée sur leurs réponses fréquentielles, et définir la réponse fréquentielle moyenne de la couche de petits siphonophores. Dans un second temps, la probabilité de présence de petits siphonophores dans les cellules d'écho-intégration des données LB collectées à large échelle a été évaluée par analyse discriminante. Les réponses fréquentielles moyennes des groupes issues de la segmentation non supervisée des échogrammes de la zone 1 ont été utilisées comme jeux d'apprentissage dans l'analyse discriminante. Les cellules d'écho-intégration présentant une réponse fréquentielle similaire à celle des petits siphonophores de la zone 1 ont ainsi été identifiées. Leur distribution spatiale a été cartographiée et les densités de ces organismes estimées.

#### Segmentation non supervisée des échogrammes de la zone 1

Les résultats du chapitre 3 indiquent que la réponse acoustique de 18 à 150 kHz de la couche de surface de jour dans la zone 1 était principalement due à la présence de petits siphonophores. Nous avons supposé que la réponse acoustique de forme similaire observée sur la même bande de fréquence dans la même zone de nuit était produite par les mêmes organismes.

Dans un premier temps, les données acoustiques écho-intégrées dans la zone 1 ont été standardisées en suivant la méthode présentée dans le chapitre 3. Dans un second temps, les cellules d'écho-intégration de ce jeu de données ont été classifiées à l'aide d'un algorithme de classification non supervisé basé sur la méthode des K-means (Everitt et al., 1993). Les données de jour et de nuit ont été analysées séparément. L'objectif de cette partie était double :

- Extraire les cellules d'écho-intégration présentant une réponse fréquentielle semblable à celle attribuée aux petits siphonophores dans les volumes échantillonnés par les filets et calculer leur réponse fréquentielle moyenne.
- Vérifier que la réponse fréquentielle de type « petits siphonophores » avait été observée dans des zones spatialement homogènes au cours de l'échantillonnage dans la zone 1.

Le nombre de groupes optimal à utiliser pour segmenter les données de jour et de nuit a été obtenu en réalisant plusieurs classifications K-mean avec des nombres de groupes différents et un positionnement initial des centroïdes aléatoire. Cette analyse préliminaire a permis de déterminer le nombre de groupe minimal permettant d'isoler une couche de type « petits siphonophores » dans les données de jour et de nuit.

### Analyse discriminante

Les probabilités d'appartenance des cellules d'écho-intégration à large échelle aux types de couches diffusantes observés dans la zone 1 ont été estimées au moyen *Analyses Discriminantes Quadratiques* (QDA, Ripley, 2002, 2007) à l'aide du logiciel R. Une analyse discriminante peut être décrite de manière géométrique comme la projection d'individus dans un espace factoriel séparé en différentes zones correspondant à des groupes. Les groupes sont séparés par des hyperplans, linéaires dans le cas d'une Analyse Discriminante Linéaire, ou basée sur des fonctions polynomiales dans le cas d'une Analyse Discriminante Quadratique (Ripley, 2002). L'analyse discriminante peut être utilisée pour prédire l'appartenance de nouveaux individus aux groupes initiaux, en projetant les nouveaux individus dans l'espace factoriel, et en prédisant leur chance d'appartenir à un groupe donné à partir de leur position dans le plan factoriel (Williams, 1983).

Des QDA ont été ajustées avec comme jeu d'apprentissage les réponses fréquentielles moyennes des types de couches diffusantes identifiées de jour et de nuit dans la zone 1.

Les données de jour et de nuit à large échelle ont été standardisées comme les données d'apprentissage. Nous avons ensuite prédit l'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration des données large échelle à un type de couche diffusante identifié dans les données d'apprentissage. Pour cela nous avons projeté ces cellules dans les plans factoriels des QDA appliquées aux données de jour et de nuit de la zone 1. Les cellules présentant une probabilité d'appartenance à un groupe supérieure à 97.5% ont été retenues pour la suite de l'analyse. Ce seuil restrictif a été choisi pour limiter au maximum le nombre de faux positifs.

#### 4.2.3 Cartographie des siphonophores de petite taille dans le Nord du golfe de Gascogne

La distribution spatiale des cellules d'écho-intégration présentant une réponse acoustique similaire à celle de la couche de type "petits siphonophores" dans les prédictions de la QDA a ensuite été représentée. Le  $S_v(f)$  des cellules d'écho-intégration de type "petits siphonophores" a été moyenné dans des cellules de 1MN de long. Comme la couche de petits siphonophores était distribuée uniquement dans la couche de mélange de la zone 1 (chapitre 3), les cellules de type "petits siphonophores" dans la QDA situées sous la couche de mélange n'ont pas été retenues dans l'analyse. La profondeur de la MLD a été calculée en suivant la méthode de de Boyer Montégut (2004) à partir des données des CTD de la campagne PELGAS 2016. La profondeur de la MLD a été définie comme la profondeur à laquelle les différence de densité avec la densité à 10 m étaient supérieures à  $0.1 \text{ kg.m}^{-3}$  (Romagnan, 2013).



Les  $S_{\nu}$  à la fréquence 120 kHz des cellules de type « petits siphonophores » situées au-dessus de la MLD ont été ensuite converties en densité acoustique surfacique (NASC, *Nautical Area Scattering Coefficient*, indice de réflexion surfacique, voir paragraphe A.3.3 de l'annexe). Cette fréquence a été choisie, car elle était située après le pic de résonance des petits siphonophores (autour de 70 kHz), afin d'éviter la bande de fréquence où la relation entre la densité des siphonophores et leur réponse acoustique est non linéaire. La fréquence 120 kHz présentait en outre l'avantage d'être située dans une bande de fréquence où la réponse des petits siphonophores dominait encore la réponse acoustique par rapport aux autres organismes présents, notamment les ptéropodes, qui dominaient cette réponse au-delà de 200 kHz. (voir Figure 3.4 (a) du chapitre 3).

Enfin, nous avons estimé la densité approximative des petits siphonophores en surface au moyen de la formule ci-dessous :

$$\rho_{siphon} = \frac{sa}{\overline{\sigma}_{bs}} \quad (4.1)$$

D'après Maclennan et al. (2002), avec  $sa$  l'indice de réflexion surfacique à 120 kHz, et  $\overline{\sigma}_{bs}$  la surface réfléchissante équivalente moyenne des petits siphonophores à 120 kHz (voir paragraphe A.3 et A.3.3 de l'annexe A). Cette surface équivalente moyenne à 120 kHz ( $\overline{\sigma}_{bs}$ ) est calculée selon la formule suivante :

$$\overline{\sigma}_{bs} = \sum_{i=1}^{N \text{ classe de taille}} \frac{10^{TS_i/10}}{D_i} \quad (4.2)$$

Avec  $TS_i$ , la réponse acoustique individuelle à 120 kHz d'un pneumatophore appartenant à la classe de taille  $i$ , modélisé à l'aide du modèle de Ye (1997) modifié, présenté dans le chapitre 3; et  $D_i$  la densité de pneumatophore appartenant à la classe de taille  $i$ . Les  $N$  classes de taille de densité  $D_i$  proviennent des échantillonnages de la couche de surface de jour de la zone 1 (chapitre 3).

Ces formules ont également été appliquées en utilisant les TS correspondant aux bornes d'incertitude à 5% et 95% sur les paramètres des modèles (voir chapitre 3), pour obtenir un intervalle de confiance autour des densités de siphonophores tenant compte de l'incertitude sur les paramètres des modèles. Les valeurs de densité de siphonophores ont ensuite été moyennées à l'échelle du mile nautique.

La validité des répartitions prédites des siphonophores dans la couche de surface a été testée en comparant les cartes obtenues avec la distribution des pneumatophores échantillonnés dans les filets WP2 effectués lors de la campagne PELGAS 2016. Ces traits sont intégrés sur la verticale, et leur objectif n'était pas l'échantillonnage de pneumatophores, car ceux-ci sont généralement difficiles à échantillonner par filet. Néanmoins, ils peuvent apporter une information qualitative sur la présence de petits siphonophores sur le réseau de stations de la campagne PELGAS.

## 4.3 Résultats

### 4.3.1 Segmentation non supervisée des échogrammes de la zone 1

L'appartenance des cellules d'écho-intégration aux différents groupes issus de la classification non supervisée, ainsi que leurs réponses acoustiques, sont présentées dans la Figure 4.3 pour les données de jour et la Figure 4.4 pour les données de nuit. Quatre groupes ont été nécessaires pour isoler la couche de surface dans les données de nuit et 8 groupes pour isoler la couche de surface (groupe 1) dans les données de jour.

De jour, les groupes étaient très stratifiés verticalement et présentaient peu de variation sur l'axe horizontal. De nuit, les deux couches proches de la surface sont relativement stables horizontalement (groupe 1 (rouge) et 3 (vert)) tandis les deux autres groupes (groupe 2 (orange) et 3 (bleu)) présentaient beaucoup de variation, verticalement et horizontalement. Les intervalles de confiance des réponses fréquentielles de la couche de surface ((groupe 1 des Figures 4.3 et 4.4) de jour (rouge) et de nuit (bleu) sur la Figure 4.5) se chevauchent aux fréquences supérieures à 38 kHz. Leurs  $S_v(f)$  sont donc comparables sur cette bande de fréquence. La réponse médiane de la couche de jour est très inférieure (plus de 10 dB) à celle de nuit à 18 kHz et légèrement inférieure (2 à 3 dB) à la couche de nuit entre 38 kHz et 70 kHz. À l'exception des deux groupes 1, seuls les groupes 2 des deux jeux de données jour/nuit présentent des réponses acoustiques médianes et des positions dans la colonne d'eau similaires (groupes oranges sur les Figures 4.3 (b) et 4.4 (b)). Les réponses fréquentielles des groupes de nuit présentaient un niveau généralement plus élevé à 18 kHz que celles des groupes de jour.

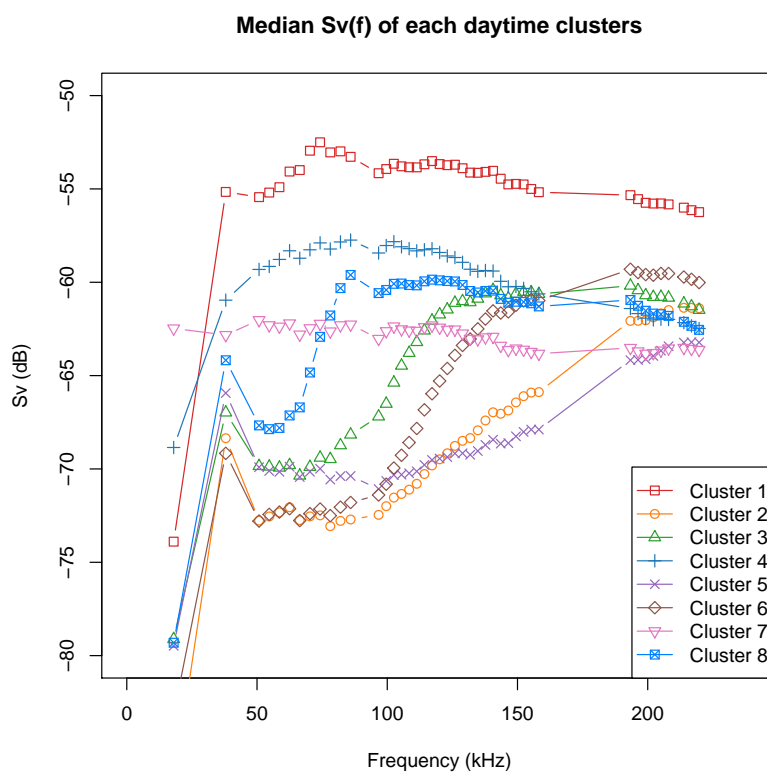
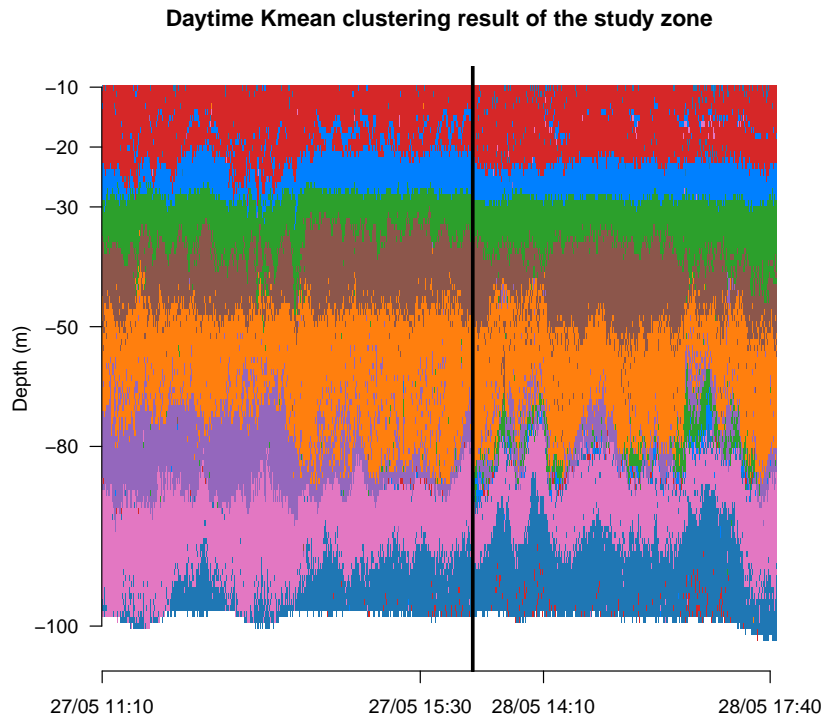


FIGURE 4.3 – Résultats de la segmentation non supervisée des échogrammes de la zone 1 de jour : (a) appartenance des cellules d'écho-intégration aux groupes (clusters). La ligne noire sépare les données collectées le 27 mai (à gauche) des données collectées le 28 (à droite), (b) réponse fréquentielle médiane des différents groupes.

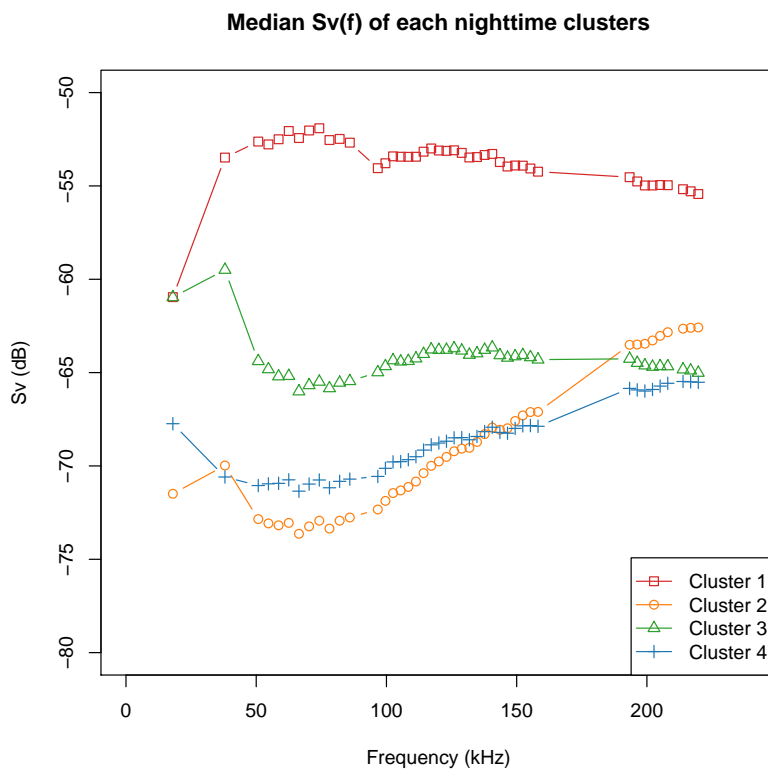
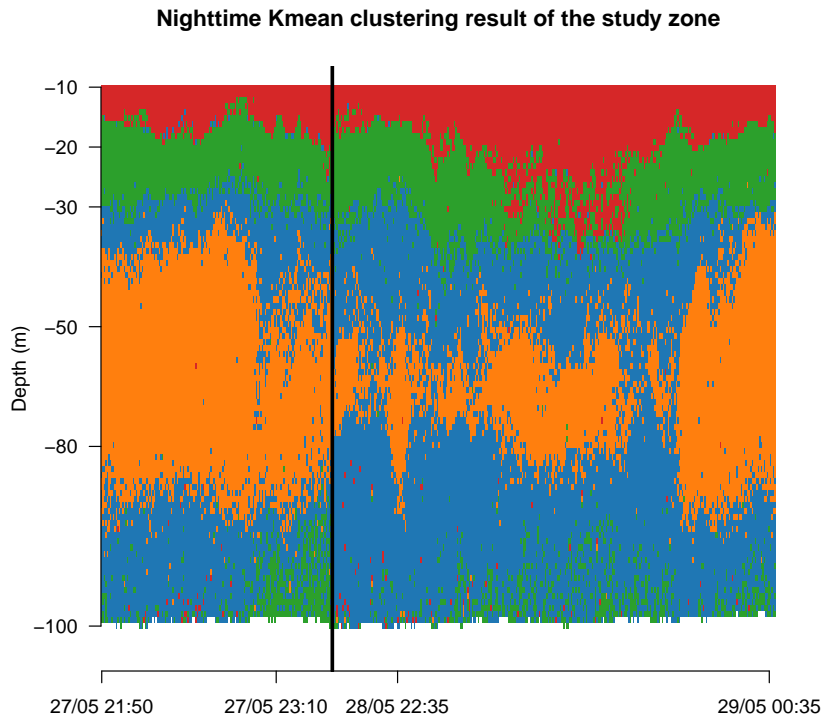


FIGURE 4.4 – Résultats de la segmentation non supervisée des échogrammes de la zone 1 de nuit : (a) appartenance des cellules d'écho-intégration aux groupes (clusters). La ligne noire sépare les données collectées le 27 mai (à gauche) des données collectées le 28 (à droite), (b) réponse fréquentielle médiane des différents groupes.



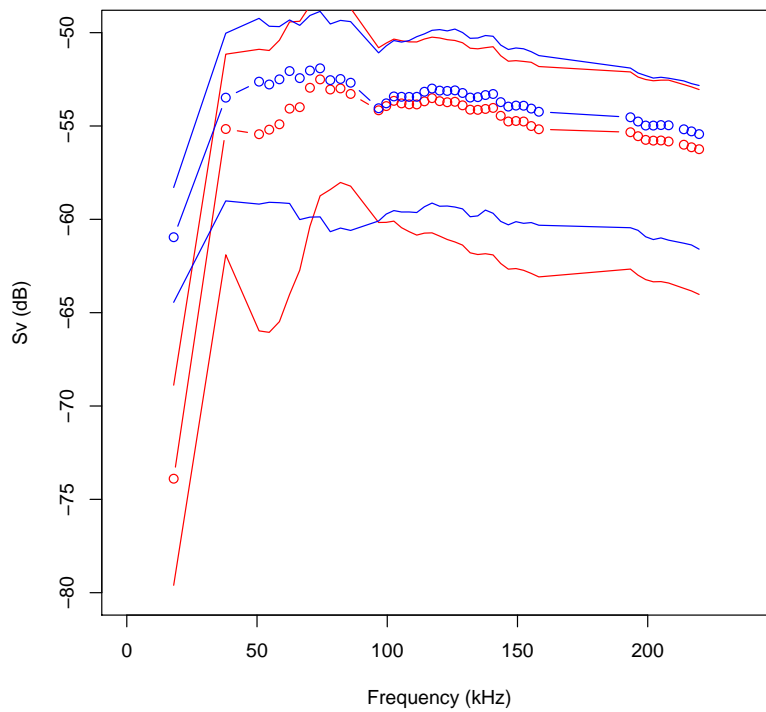


FIGURE 4.5 – Comparaison de la réponse acoustique médiane des groupes 1 du jeu de donnée de jour (cercles et lignes rouges) et de nuit (cercles et lignes bleus) et de leurs percentiles 10% et 90% respectifs (lignes rouges et bleues pour les données de jour et de nuit, respectivement).

### 4.3.2 Analyses discriminantes

Les matrices de confusion des QDA sont présentées dans les Tableaux 4.2 (jour) et 4.3 (nuit). Les deux QDA présentent respectivement une erreur de prédiction de 8.0% (jour) et de 6.9 % (nuit). Concernant le groupe 1, correspondant à la couche de type "petits siphonophores", celle-ci présente un taux de faux positif de 6.3 % de jour (Tableau 4.2), principalement dû au groupe le plus près du fond (groupe 4) et au groupe voisin de la couche de surface (groupe 8). Le groupe 1 présentait un taux de faux positif plus faible de nuit (3.7%), principalement dû au groupe adjacent (groupe 3). Les taux de faux négatifs sont respectivement de 5.5 % de jour et de 2.6 % de nuit. Les faux négatifs sont principalement dus à des mélanges avec la couche située sous la couche de type "petits siphonophores" (groupe 8 de jour et 3 de nuit).

Les probabilités d'appartenance des cellules d'écho-intégration à large échelle aux différents groupes de la segmentation non supervisée (Figures 4.3 et 4.4) produite par la QDA sont présentées dans les Figures 4.6 et 4.7 pour les données de jour, et les Figures 4.8, 4.9, 4.10 et 4.11 pour les données de nuit. Les parcours des zones 1 et 2 (Figures 4.7 (c) et (d) de jour et Figures 4.11 (b) et (c) de nuit) correspondent aux acquisitions en carré effectuées autour de ces zones d'échantillonnages.

TABLEAU 4.2 – Matrice de confusion de l'analyse quadratique discriminante (QDA) appliquée au jeu de données d'apprentissage de jour

Groupes	1	2	3	4	5	6	7	8
1	12.79 %	0 %	0 %	0.21 %	0.01 %	0 %	0.07 %	0.42 %
2	0 %	18.99 %	0.22 %	0 %	1.07 %	0.48 %	0 %	0 %
3	0 %	0.02 %	9.12 %	0 %	0.04 %	0.2 %	0 %	0.32 %
4	0.38 %	0 %	0 %	10.64 %	0 %	0 %	0.46 %	0 %
5	0.11 %	0.56 %	0.27 %	0.04 %	7.69 %	0 %	0.26 %	0.12 %
6	0 %	0.81 %	0.74 %	0 %	0.01 %	12.24 %	0 %	0 %
7	0 %	0 %	0.01 %	0.42 %	0.08 %	0 %	13.91 %	0.03 %
8	0.32 %	0 %	0.25 %	0.10 %	0 %	0 %	0.01 %	6.58 %

TABLEAU 4.3 – Matrice de confusion de l'analyse quadratique discriminante (QDA) appliquée au jeu de données d'apprentissage de nuit

Groupes	1	2	3	4
1	11.19 %	0 %	0.24 %	0.05 %
2	0.01 %	27.09 %	0.01 %	1.65 %
3	0.29 %	0.20 %	15.24 %	0.70 %
4	0.12 %	1.71 %	1.96 %	39.53 %

Dans le cas des données collectées de jour à large échelle, le groupe 1, correspondant à la couche de surface de type "petits siphonophores" (en rouge), présente une distribution

spatiale similaire à celle observée de jour dans la zone 1 (Figure 4.3 (a) ), sur 3 parcours : Figure 4.6 (a) et (c) et Figure 4.7 (b). Le groupe 1 est présent dans d'autres parcours, mais de manière plus dispersée, sous forme d'agrégats dans la colonne d'eau (Figure 4.6 (c) et Figure 4.7 (a), (b) et (d)). Le groupe 7 (en rose sur la Figure 4.3) présente une réponse plate à toutes les fréquences et est présent dans la majorité des parcours, sous la forme d'une couche cohérente et homogène située à 10 ou 20 m au-dessus du fond. La distribution spatiale des autres groupes est plus variable en fonction des parcours.

Comme dans les parcours de jour, le groupe 1 forme généralement une couche homogène la nuit entre 10 et 20 m de profondeur (Figures 4.9 (b), (c) et (d), 4.10 (a), (b) et (d), 4.11 (a) et (b)). Le groupe 1 forme également de grands agrégats dans la colonne d'eau sur un certain nombre de parcours (Figures 4.8 (a), (b) et (c), 4.9 (a), 4.10 (a), (b) et (d) et 4.11 (a)). Les distributions spatiales des autres groupes sont très variables d'un parcours à l'autre.

La profondeur médiane du groupe 1, mais aussi la réponse acoustique médiane du même groupe entre 10 et 20 m ainsi que son taux de couverture dans le même intervalle, sont présentés, pour chaque parcours de jour et de nuit, sur les Figures de D.2 à D.7 de l'annexe. Les spectres proposés sont généralement similaires à ceux de la Figure 4.5 lorsque que le taux de couverture est suffisant.

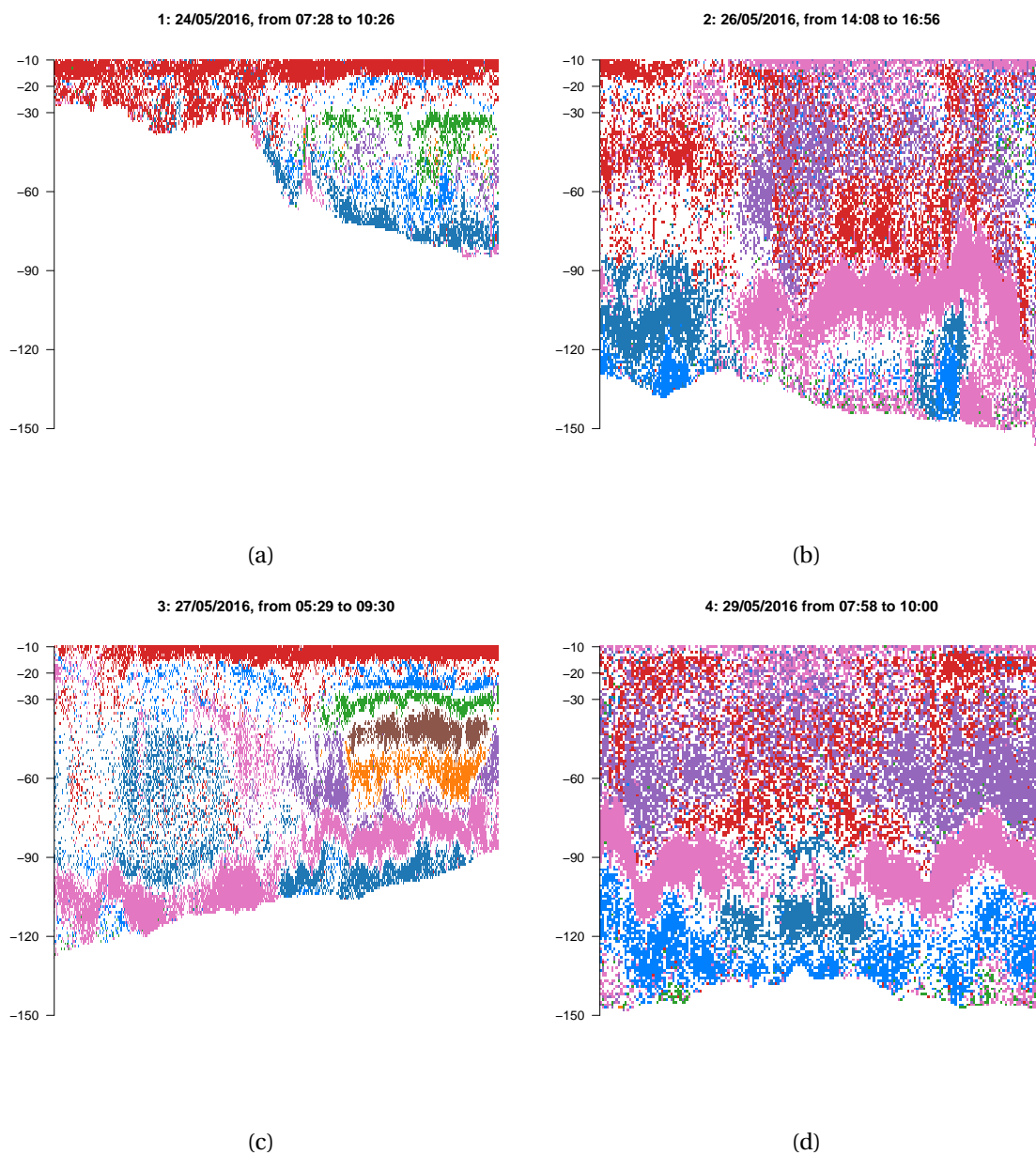


FIGURE 4.6 – Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de jour aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.3). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores".

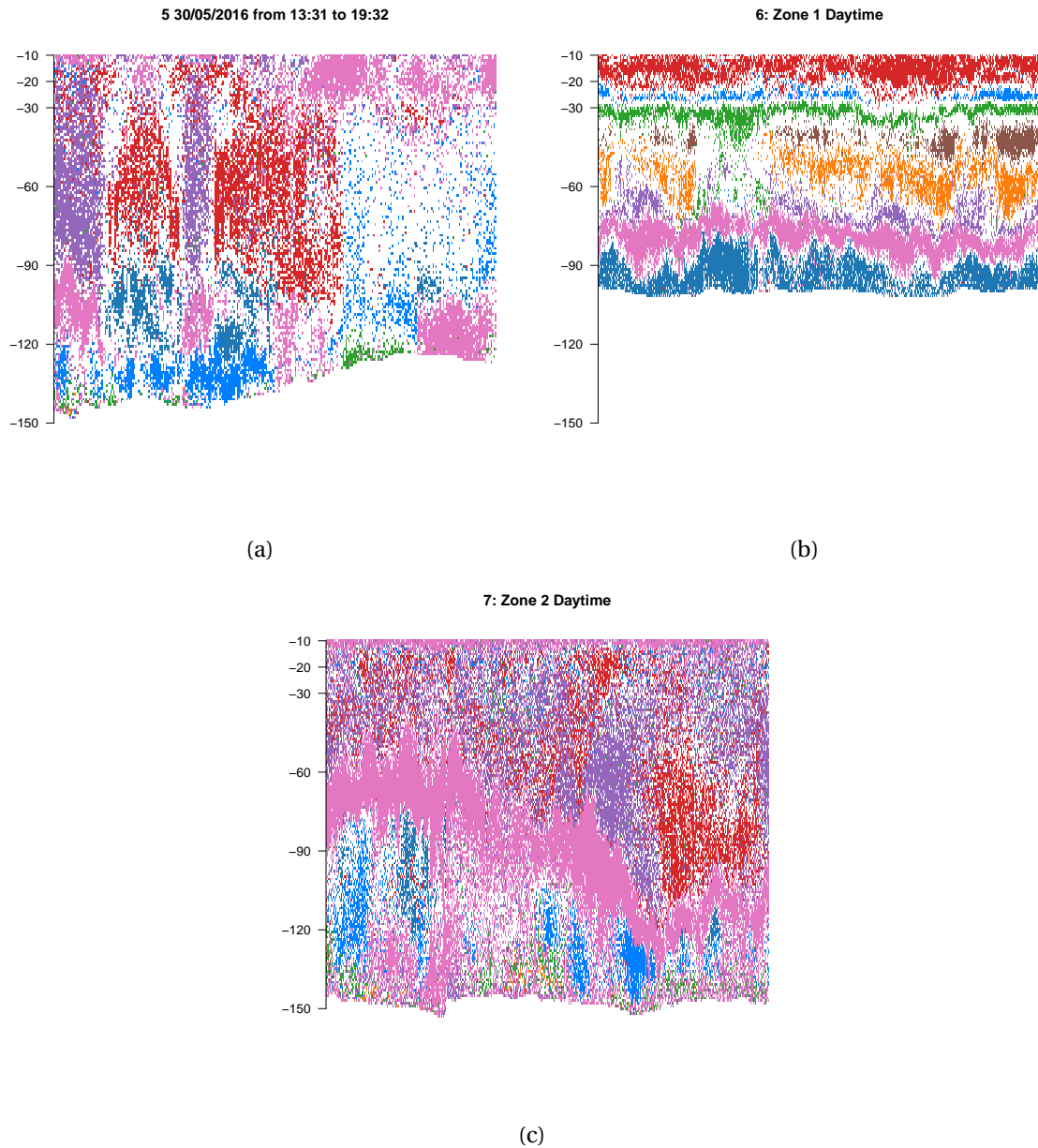


FIGURE 4.7 – Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de jour aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.3). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores".

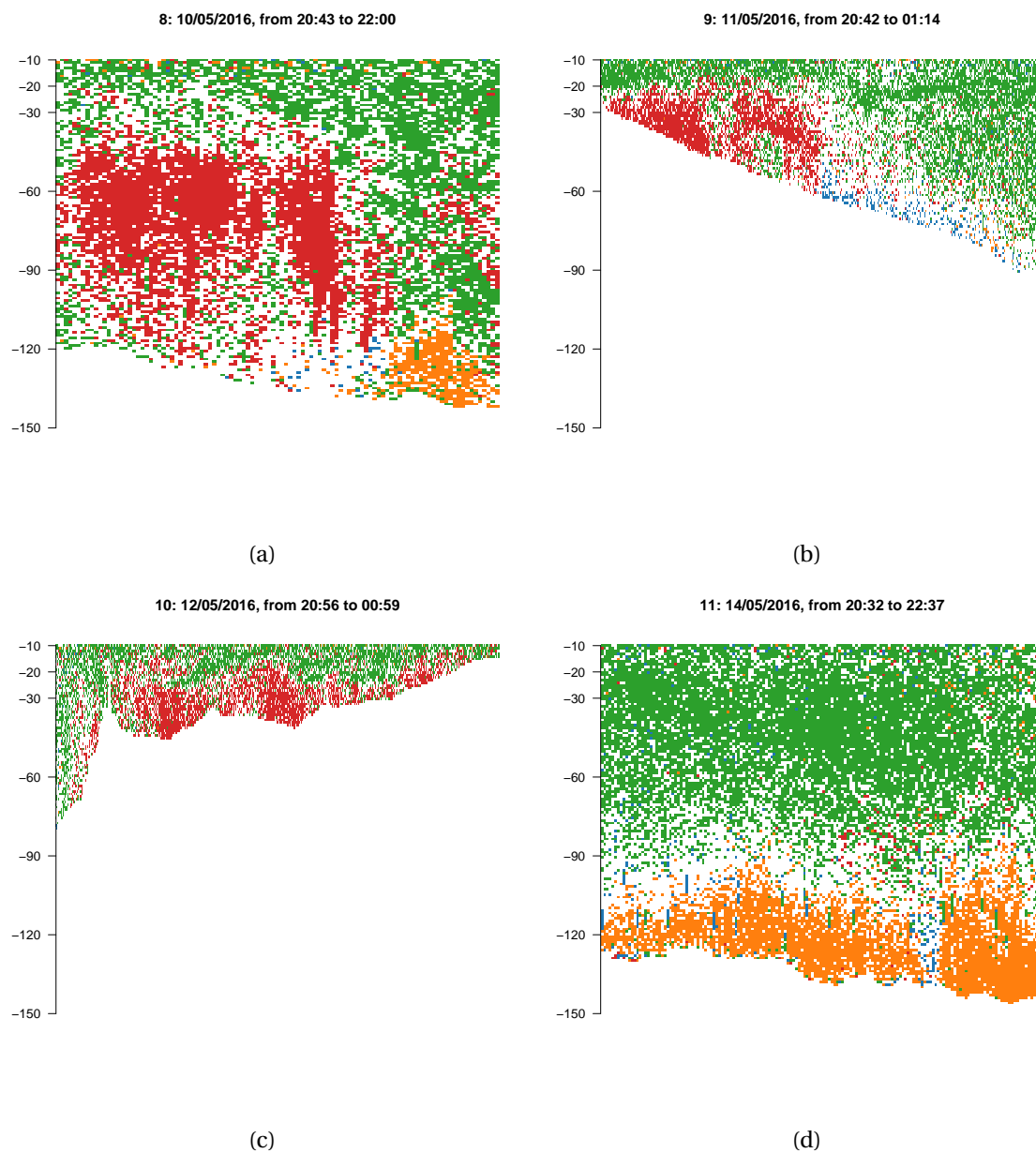


FIGURE 4.8 – Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de nuit aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.4). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores".

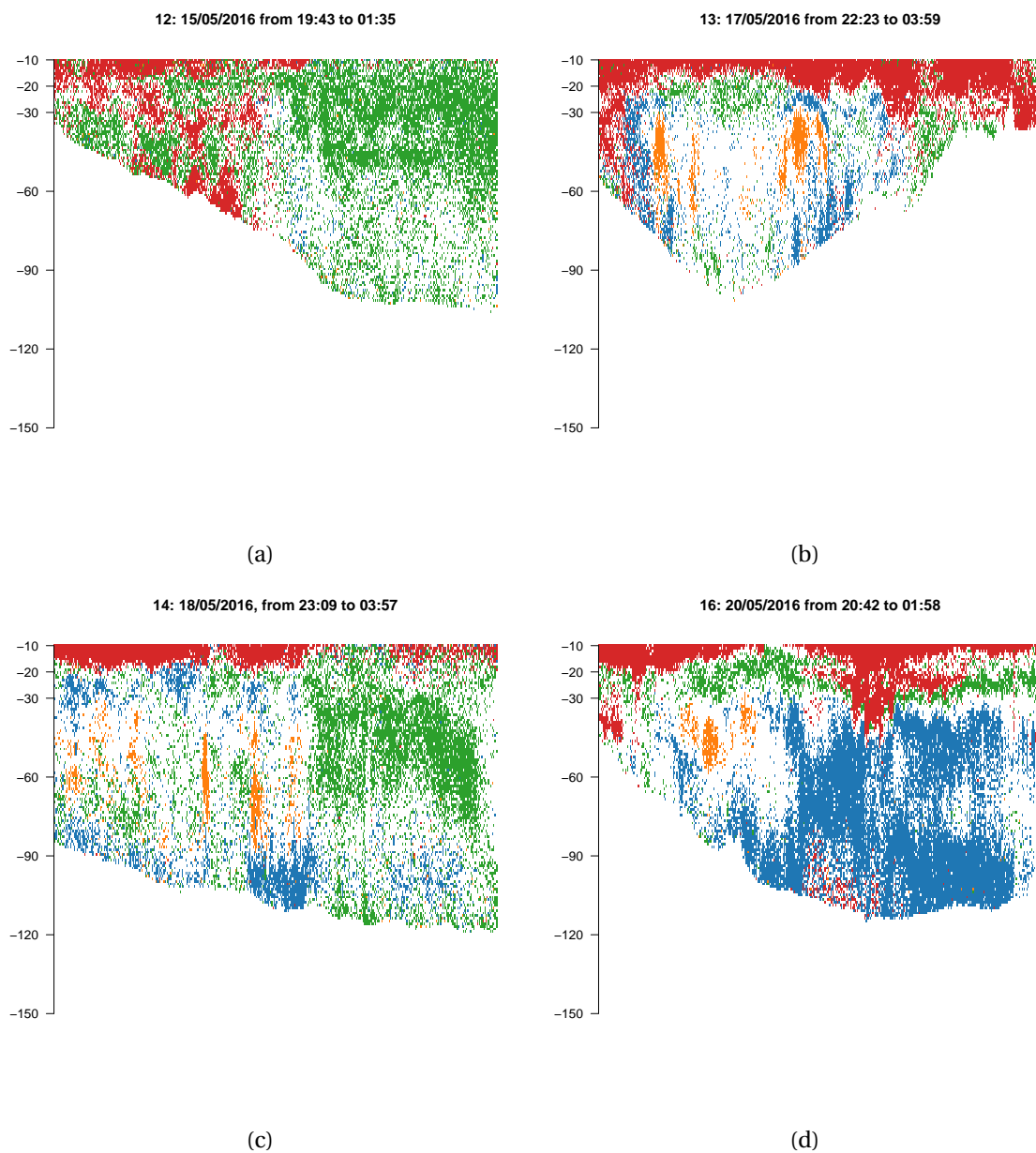


FIGURE 4.9 – Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de nuit aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.4). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores".

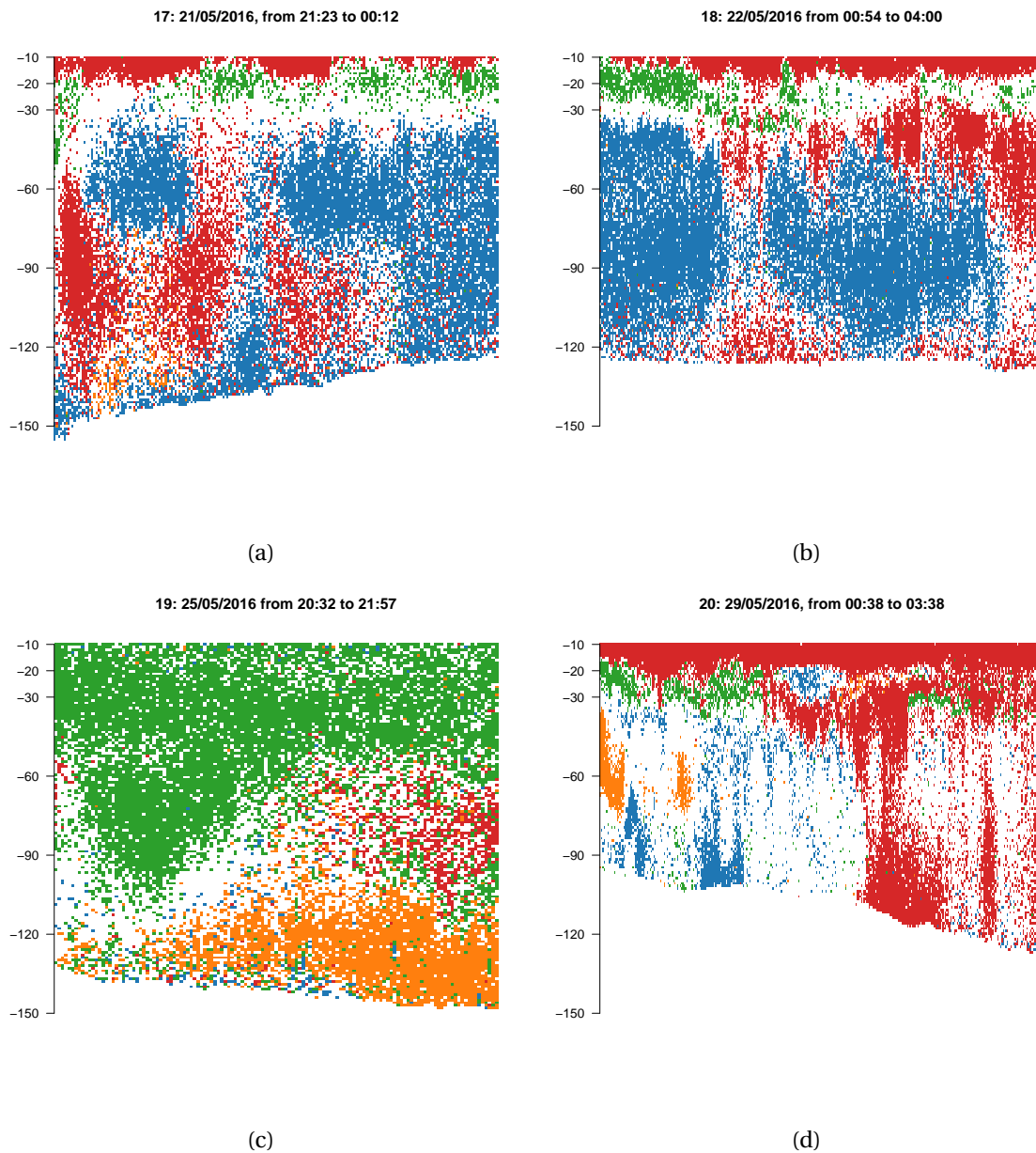


FIGURE 4.10 – Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de nuit aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.4). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores".



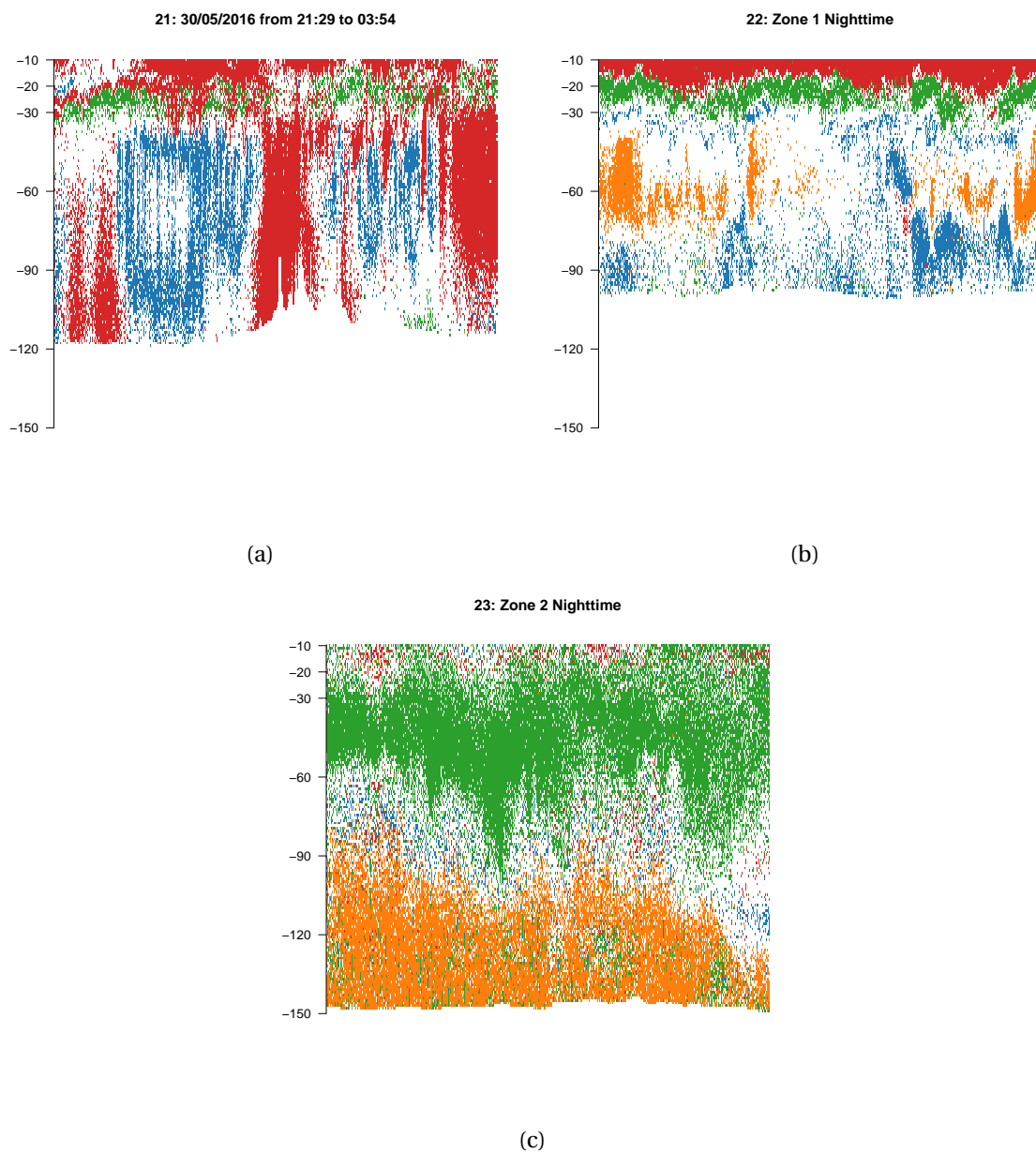


FIGURE 4.11 – Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de nuit aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.4). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores".

### 4.3.3 Cartographie des densités de petits siphonophores

La carte représentant la profondeur de la MLD pour toutes les bathysondes effectuées dans la zone étudiée est présentée dans la Figure 4.12. La profondeur moyenne de la MLD détectée par les CTD effectués à proximité des parcours étudiés était de 19.7 m (écart type : 8.4 m). Les cellules d'écho-intégration de type « petits siphonophores » situées au-dessus de 20 m ont été retenues pour la cartographie.

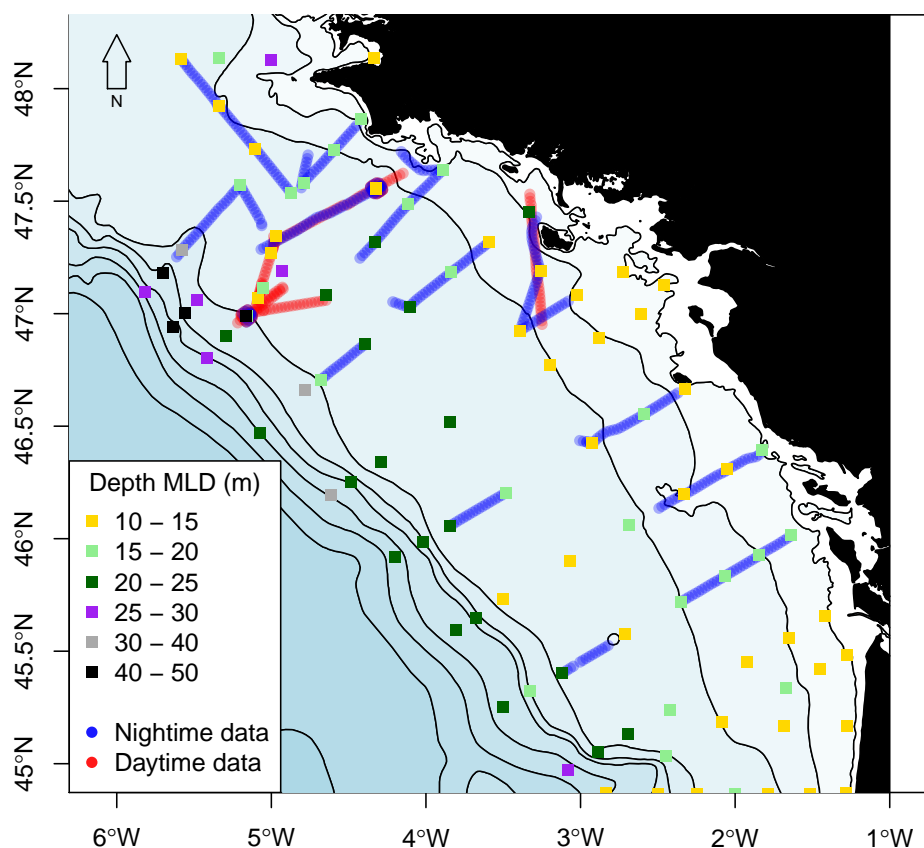


FIGURE 4.12 – Profondeur de la couche de mélange (Mixed Layer Depth, MLD), calculée à partir des données des bathysondes du réseau PELGAS 2016, et des positions des parcours acoustiques large bande de jour et de nuit (voir Figure 4.2).

Les répartitions des densités acoustiques à 120 kHz des cellules d'écho-intégration entre 10 et 20 m correspondant à la couche de type "petits siphonophores" (groupe 1) prédit par la QDA sont présentées en Figure 4.13 (a) et (b), respectivement pour les données de jour et les données de nuit. La densité acoustique attribuée à la couche diffusante de type "petits siphonophores" est plus forte dans le nord du golfe, et s'amenuise lorsque l'on s'approche de la rupture du plateau ou des parcours du sud du golfe. Les densités attribuées à cette couche sur le parcours le plus au nord restent encore élevées, nous

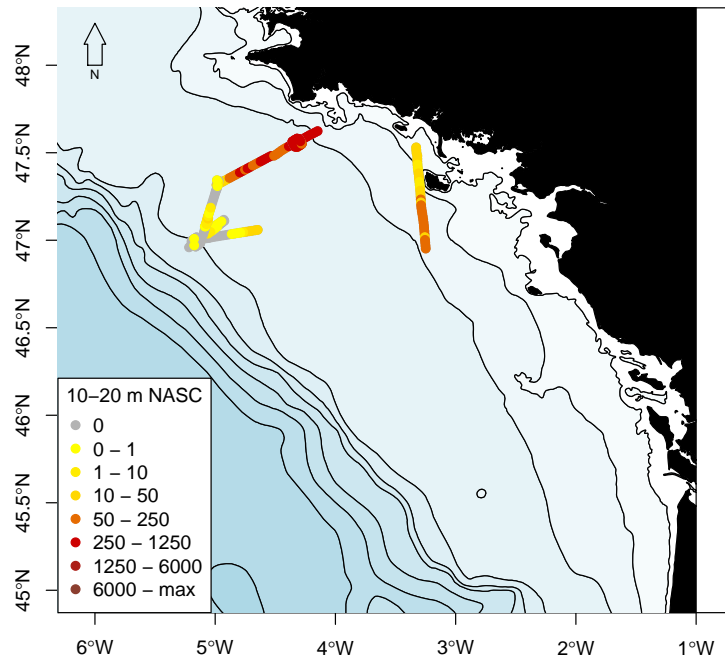
pouvons donc en déduire que nous n'avons pas atteint la limite nord de la couche et que son extension spatiale dans cette direction est inconnue.

Les distributions des densités prédites de siphonophores entre 10 et 20 m, ainsi que la distribution des pneumatophores échantillonnés dans les filets WP2 effectués lors de la campagne PELGAS sont présentées sur les Figures 4.14 (a) (jour) et (b) (nuit). Les densités prédites de siphonophores suivent les distributions de l'intensité de la réponse acoustique de cette même couche (voir Figure 4.13), avec les plus fortes densités dans le nord du golfe. Les pneumatophores ont uniquement été échantillonnés dans cette zone de forte densité, au large de la baie d'Audierne (Figure 4.14). Dans cette zone (délimité par les parcours où la densité moyenne de siphonophores était supérieur à  $1 \text{ ind}/\text{m}^{-3}$ , voir Figure 4.14), nous avons estimé une densité moyenne entre 10 et 20 m, de  $6 [1.7,16]^1 \text{ ind}/\text{m}^{-3}$ . Les densités moyennes de petits siphonophores étaient identiques de jour et de nuit (test de comparaison de moyenne,  $p\text{-value} = 0.64$ ).

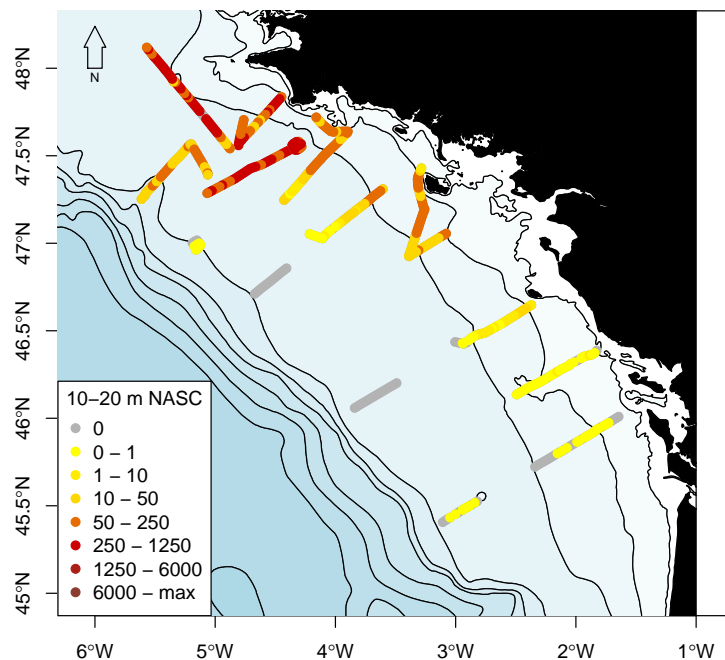
Les densités des ptéropodes échantillonnées en surface à l'aide de la pompe CUFES ("Continuous Underway Fish Egg Sampler", Doray et al., 2018) sur le réseau PELGAS 2016 sont présentées sur la Figure 4.15 (Dache and Romagnan, 2018). La répartition en surface des ptéropodes était très similaires à celle des siphonophores sur la partie nord du golfe, mais très peu de ptéropodes ont été échantillonnés à la côte entre l'archipel des Glénan ( $47.43^\circ\text{N}/4^\circ\text{W}$ ) et Belle Ile ( $47.2^\circ\text{N}/3.2^\circ\text{W}$ ).

---

1. entre crochet : intervalles de confiances construits à l'aide des résultats de l'analyse d'incertitude sur les paramètres du modèle

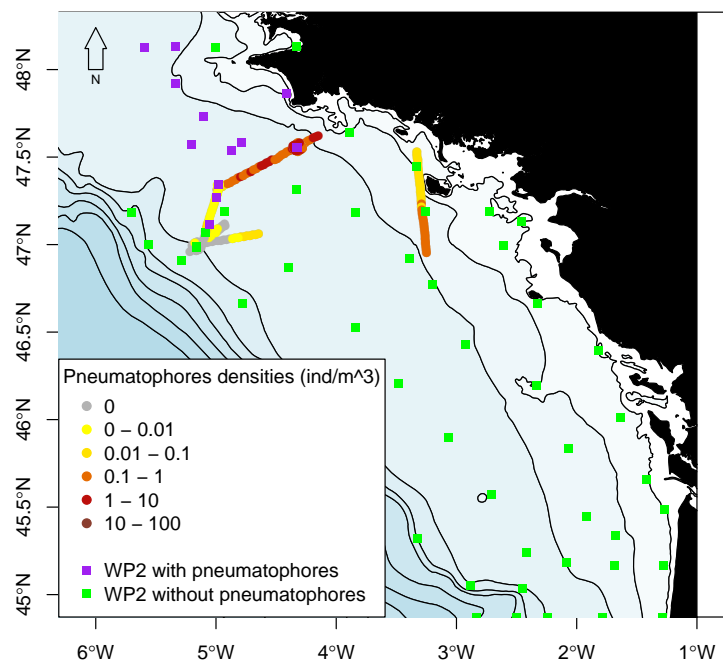


(a)

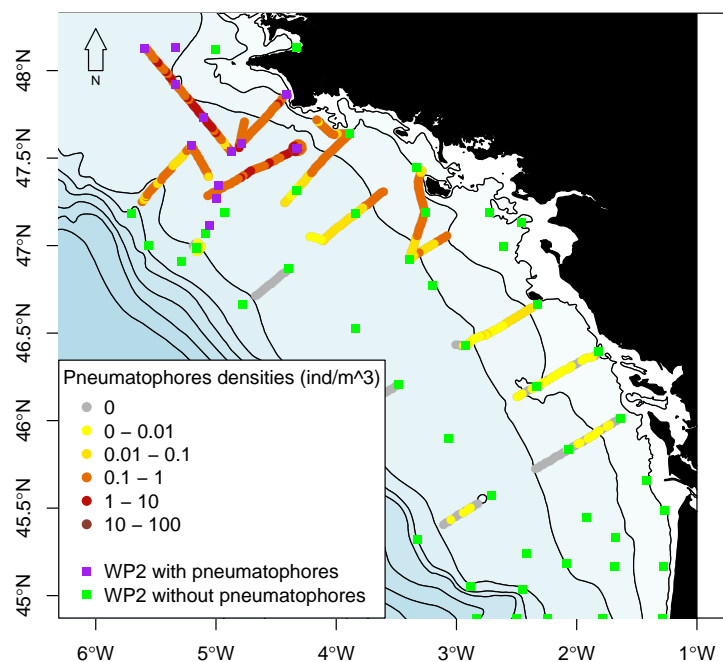


(b)

FIGURE 4.13 – Répartition de la densité acoustique à 120 kHz (NASC, *Nautical Area Scattering Coefficient*, indice de réflexion surfacique, voir paragraphe A.3.3 de l'annexe) attribuée à la couche de surface de petits siphonophores, de jour (a) et de nuit (b). Données PELGAS 2016



(a)



(b)

FIGURE 4.14 – Prédiction des densités de siphonophore de jour (a) et de nuit (b) entre 10 et 20 m, à partir des données acoustiques collectées lors de la campagne PELGAS 2016. Carré violet : Filet WP2 ayant échantillonné un/des pneumatophores de petits siphonophores. Carré vert : Filet WP2 sans pneumatophores

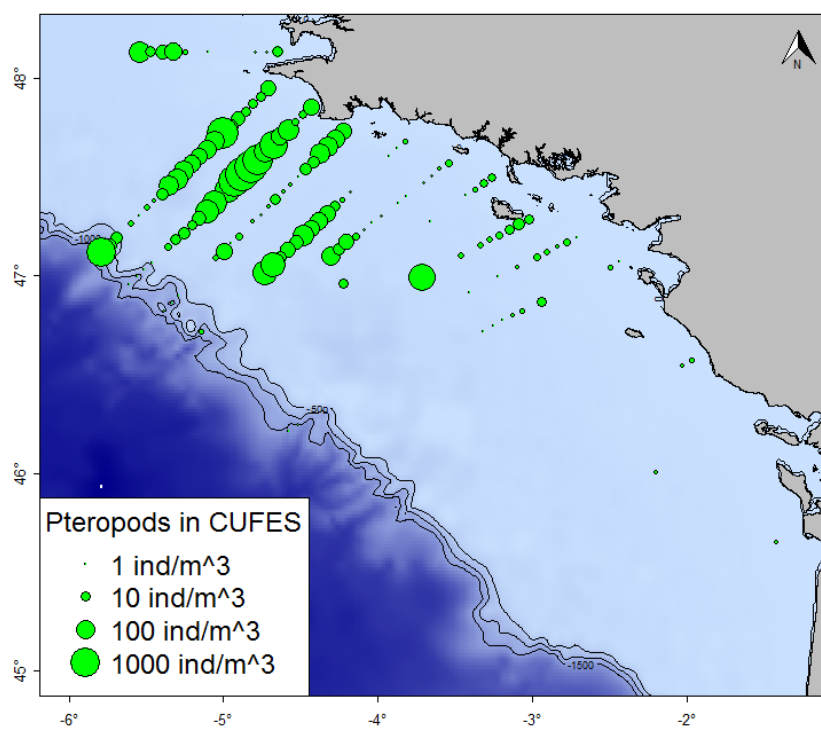


FIGURE 4.15 – Densité de ptéropodes échantillonnées en surface à l'aide du dispositif CUFES ("Continuous Underway Fish Egg Sampler", [Doray et al., 2018](#)) sur le réseau PELGAS 2016, d'après ([Dache and Romagnan, 2018](#)).

## 4.4 Discussion

Nous avons montré dans ce chapitre que les groupes obtenus après les classifications Kmean des données de la zone 1 de jour et nuit (Figures 4.3 et 4.4) sont consistants spatialement et fréquemment. Néanmoins, un nombre de groupes important (huit) a été nécessaire pour discriminer la couche de type "petits siphonophores" de jour, du reste des groupes (Figure 4.3). La difficulté à discriminer cette couche était due à la relative similitude entre sa réponse acoustique et celle du groupe le plus proche du fond (groupe 4 sur la Figure 4.3), dont la composition en réflecteur est soumise à conjecture (Cf. chapitre 3).

Les classifications non supervisées appliquées à des données Large Bande ont cependant permis de résumer efficacement la complexité fréquentielle des données en une seule figure, mettant en avant les structures fréquentielles remarquables et leurs répartitions spatiales.

Dans ce chapitre, nous avons préféré une segmentation Kmeans à une segmentation EM (Expectation Maximisation) pour des raisons techniques (l'algorithme EM présentait un comportement erratique lorsque d'un positionnement aléatoires des centroïdes initiaux). Peña (2018b) présente les avantages de la segmentation EM sur la segmentation Kmeans pour classer des données acoustiques NB : celle-ci permet notamment d'identifier des groupes de tailles différentes et de discriminer un groupe présentant une géométrie non-sphérique. Néanmoins, des tests de comparaisons préliminaires (non présentés ici) portent à croire que les résultats d'une segmentation de nos données à l'aide de l'algorithme EM seraient similaires à ceux d'une segmentation Kmeans.

Il faut noter que ces méthodes de segmentation non supervisées nécessitent de définir un nombre de groupe *a priori* (Peña, 2018b; Korneliussen et al., 2018). Le nombre de groupes peut être fixé empiriquement, en effectuant plusieurs classifications avec différents nombres de groupes, et en choisissant celle qui sépare le mieux le jeu de données en groupes cohérents. Le nombre de groupes peut aussi être fixé statistiquement, en calculant des indicateurs synthétiques permettant de guider le choix optimal du nombre de groupes (cf. Korneliussen et al., 2018). Ces deux méthodes ont toutes les deux leurs forces et leurs faiblesses : la méthode empirique se base sur les choix de l'utilisateur (avec les biais inhérents à ce choix), tandis que les indicateurs proposent un nombre de groupe qui maximise un critère *statistique*, sans tenir compte de l'interprétabilité biologique. Dans le cadre de cette étude, l'approche par classification avait pour objectif de discriminer une couche en particulier en gardant à l'esprit sa composition biologique, c'est pourquoi nous avons choisi la méthode empirique.

La qualité de la segmentation sur les données de la zone 1 a pu être évaluée à l'aide des matrices de confusion de la QDA (Tableaux 4.2 (jour) et 4.3 (nuit)). Les erreurs de prédic-

tion ne sont pas négligeables mais restent acceptables (8.043% de jour et 6.942 % de nuit). La qualité de l'extraction de la couche de type "petits siphonophores" est meilleure dans les données de nuit que dans celles de jour, car il y a alors pas de confusion avec le groupe de jour le plus profond, qui est remonté en surface de nuit. Pour éviter des erreurs de prédiction, nous avons fixé un seuil de probabilité d'appartenance élevé (97.5%). Ce seuil a permis d'exclure les cellules d'écho-intégration présentant une réponse acoustique éloignée des différents groupes, mais aussi les cellules d'écho-intégration présentant une réponse acoustique faisant la transition entre deux groupes.

Dans cette étude, nous avons fait l'hypothèse que la réponse acoustique à 120kHz de la couche de surface de nuit de la zone 1 était due aux mêmes petits siphonophores que la couche équivalente de jour (voir chapitre précédent), car les deux couches présentaient des réponses similaires (Figure 4.5). Cette hypothèse n'est pas basée sur des échantillonnages biologiques, étant donné que le trait de multinet de nuit était passé sous la couche et n'avait pas échantillonné de siphonophores (chapitre 3, Figure 3.12).

De la même manière, nous avons fait l'hypothèse que la réponse acoustique à 120 kHz de cette couche était essentiellement due à des siphonophores présentant la même répartition en taille que ceux acquis sur la zone 1 en surface (Tableau 3.7). Cette hypothèse n'est pas nécessairement vérifiée : en surface, la répartition en taille pourrait être variable d'une zone à l'autre entraînant des erreurs dans les estimations de densité de siphonophores, ou la réponse acoustique pourrait être le fait d'organismes différents, ayant une réponse acoustique similaire, telles que des larves de poissons (García-Seoane et al., 2016).

Un certain nombre de cellules d'écho-intégration positionnées plus profondément dans la colonne d'eau ont aussi été attribuées au groupe de type "petits siphonophores", car elles avaient une réponse fréquentielle similaire à celle de la couche de surface. L'échantillonnage effectué dans le chapitre 3 ne permet pas de statuer sur la composition de ces "patches" profonds. Le pic de résonance se décale vers les hautes fréquences sous l'effet de la compression de la bulle de gaz avec la profondeur. Les inclusions gazeuses des organismes présentant un pic de résonance en profondeur similaire à celui observé en surface sont donc nécessairement plus grandes que celles des petits siphonophores. Ces organismes résonant autour de 70kHz en profondeur n'ont donc pas été considérés dans l'estimation de la répartition spatiale de la couche de petits siphonophores. Les résonants profonds pourraient être des larves/juveniles de poissons, ou des siphonophores physonectes avec un pneumatophore plus grand.

La réponse acoustique de la couche de surface de la zone 1 était due aux siphonophores de 18 à 150 kHz et aux ptéropodes à plus haute fréquence (figure 3.4 du chapitre 3). Dans cette étude, nous nous sommes principalement concentrés sur les siphonophores, mais cette couche était multispécifique sur une partie importante de sa distribution



(Figure 4.14 et 4.15) et les ptéropodes, avaient potentiellement une influence sur la réponse acoustique à 120 kHz. La réponse acoustique de cette couche est plutôt celle d'un assemblage siphonophores-ptéropodes, que de siphonophores seuls. Cependant, aucune densité de ptéropodes n'a été estimée par acoustique, car le modèle de sphère fluide simple utilisé pour les ptéropodes était assez discutable (chapitre 3, Lavery et al., 2007) et les siphonophores contribuaient encore de manière significative aux fréquences dominées par les ptéropodes (> 200 kHz).

Aucune association ptéropodes-siphonophores n'a été rapportée dans la littérature. Il est cependant possible qu'une relation trophique existe entre ces deux organismes, les ptéropodes étant suspensivores (Gilmer and Harbison, 1986) et les siphonophores prédateurs (Choy et al., 2017). Néanmoins, la coquille rigide des ptéropodes est une bonne protection contre les cnidocytes des siphonophores (Morton, 1954), et leur association pourraient être dû à d'autres causes, tel qu'une conséquence de la succession planctonique (Romagnan et al., 2015; Behrenfeld and Boss, 2018). Cette succession correspond à l'enchaînement saisonnier des différents groupes fonctionnels de planctons : le bloom printanier de phytoplancton entraîne, avec un décalage temporel, une multiplication des organismes "brouteurs" tels que les copépodes et les ptéropodes. Ce bloom d'organismes brouteurs va ensuite être suivi par un bloom de prédateurs mésoplanctoniques, puis, lorsque les zones de mélanges sont stabilisées, par un bloom de prédateurs gélatineux (Romagnan, 2013; Romagnan et al., 2015). Il pourrait donc ne pas y avoir de relation trophique directe entre siphonophores et ptéropodes, les ptéropodes pourraient se nourrir des restes du bloom phytoplanctonique, et les siphonophores des copépodes. Les milliers de petits ptéropodes par  $m^3$  pourraient ainsi appartenir à une deuxième génération, un certain nombre de ptéropodes plus grand (plusieurs mm), potentiellement d'une génération précédente (Hunt et al., 2008), ayant été échantillonnées dans le golfe (PELGAS 2016, données non publiées). De plus le nord du GdG était caractérisé par une MLD stable (Figure 4.12), indiquant une stratification de la colonne d'eau (Figure C.3 de l'annexe). Cette stratification est favorable à la multiplication des gélatineux (Romagnan et al., 2015), ce qui supporterait l'hypothèse selon laquelle nous avons observé un bloom de prédateurs gélatineux dans une succession planctonique.

Les résultats de l'analyse discriminante sur les données à large échelle nous ont permis de prédire la répartition spatiale de la couche de siphonophore dans le nord du GdG (figures 4.13 et 4.14). Cette répartition est cohérente, pour la partie la plus dense de la couche, avec la présence de pneumatophores dans les filets WP2 effectués lors de la campagne PELGAS 2016 (Figures 4.14). Aucun pneumatophore n'a été échantillonné par ces WP2 dans la partie moins dense de la couche, entre la baie d'Audierne et Belle-Île (47.5°N/4°W et 47.2°N/3.2°W). Cela n'est pas nécessairement dû à une absence de siphonophores, mais peut être au fait qu'en dessous d'une certaine densité, la probabilité

de capture d'un siphonophore lors d'un profil vertical devient trop faible.

Nous avons évalué à environ 6 individus par  $m^3$  [1.7,16] la densité de siphonophore moyenne sur la partie centrale de la couche, entre 10 et 20 m, avec un maximum à  $45 \text{ ind.m}^{-3}$  [14,270] dans une ESDU ("Elementary Sampling Distance Unit", voir paragraphe A.3.3 de l'annexe). D'après nos prédictions, les petits siphonophores étaient présents le long de la côte dans une zone d'environ 230 km de long sur 80 km de large. Ils étaient distribués au Nord de la latitude  $47.5^\circ$  dans des fonds inférieurs à 150 m. Notre échantillonnage n'a pas permis de connaître la limite nord de leur répartition.

Des densités et des extensions spatiales similaires de siphonophores ont déjà été observées dans le golfe de Maine (USA), que ce soit sous forme de larves (*siphonulae*, autour de  $8 \text{ ind.m}^{-3}$  avec un maximum à  $100 \text{ ind.m}^{-3}$ , Benfield et al., 2003), ou d'adultes de *Nanomia sp.* (entre 1 et 10 individus (Rogers et al., 1978; Warren, 2001; Lavery et al., 2007), avec un maximum autour de 50-100  $\text{ind.m}^{-3}$  près du fond, rapportée par Mills, 1995). D'autres observations de telles concentrations ont été rapportées dans les Fjords Norvégien, mais plutôt lors de "blooms" de ces organismes (entre 10 et 20  $\text{ind.m}^{-3}$  Båmstedt et al., 1998; Knutsen et al., 2018). Les densités de ces organismes rapportées dans les Fjords Norvégien hors "bloom" ( $0.1 \text{ ind.m}^{-3}$ , Hosia and Båmstedt, 2008), sur les côtes Irlandaises ( $0.3 \text{ ind.m}^{-3}$ , avec des pics à  $3 \text{ ind.m}^{-3}$ , Baxter et al., 2012) au large de San Diego (USA) ( $0.3 \text{ ind.m}^{-3}$  pour Barham, 1966), à Monterey Bay (USA) (0.05 avec des pics à  $1 \text{ ind.m}^{-3}$  Robison et al., 1998), à Glacier Bay (Canada) ( $0.13 \text{ ind.m}^{-3}$ , Trevorrow et al., 2005) ou au large de la Tasmanie (Australie) ( $0.0025 \text{ ind.m}^{-3}$ , Kloser et al., 2016) sont d'un ou de plusieurs ordres de grandeur plus faibles.

Cependant les siphonophores physonectes ont principalement été observés dans les études précédemment citées à des profondeurs allant de 50 m à plusieurs centaines de mètres, et effectuaient des migrations nyctémérales. La couche diffusante que nous avons étudiée se distingue de ces couches profondes par sa distribution superficielle et son absence de migration nyctémérale. L'étendue de cette couche dans le GdG, les densités prédites, et l'association ptéropodes-siphonophores en font un phénomène biologique nouveau. Il est très probable que certaines des CDD observées chaque printemps dans le golfe soient en partie dues à des siphonophores (Cf. couche étudiée dans le chapitre 2), mais il est difficile de dire si les densités estimées ici, ou si l'association ptéropodes-siphonophores sont exceptionnelles. D'autres études seront nécessaires pour préciser la composition des couches diffusantes printanières du GdG (e.g. campagnes PHOENIX 2017 et 2018 (Doray, 2017, 2018), ou projet écho-sonde<sup>2</sup>).

Nous nous sommes concentrés sur le suivi de la couche de petits siphonophores,

---

2. Site du projet écho-sonde: [https://www.weamec.fr/blog/record\\_project/echosonde/](https://www.weamec.fr/blog/record_project/echosonde/)

mais d'autres couches peuvent être identifiées à l'aide de l'analyse discriminante. Par exemple, le groupe 7 du jeu d'apprentissage de jour était présent sur une grande partie des parcours sous forme d'une couche cohérente à quelques dizaines de mètres du fond. Néanmoins, la composition biologique de ce groupe n'était pas constante, et correspondait à de grands organismes résonants, soit de grands siphonophores (couche profonde de la zone 1, Figure 3.4 (c)), soit des poissons mésopélagiques (couche profonde de la zone 2, Figure 3.12 (a) et 4.7). De plus, si cette couche était bien discriminée dans les données de jour, elle disparaît complètement de nuit après la migration nyctémérale. Les couches de nuit sont généralement plus difficiles à discriminer que les couches de jour, du fait de la migration nyctémérale.

Le suivi de la couche de type "petits siphonophores" a été facilité par la stabilité de ses caractéristiques dans le temps et l'espace. Sa réponse fréquentielle était peu variable de jour comme de nuit (Figure 4.5). L'intensité de la réponse acoustique était forte et peu affectée par le mélange avec d'autres couches, même de nuit après la migration nyctémérale.

Dans ce chapitre, nous avons extrapolé la densité de siphonophores en utilisant la répartition en taille observée dans le chapitre précédent. Cependant une approche par inversion (Holliday, 1977) pourrait permettre de se passer de cette hypothèse en reconstruisant les densités et la répartition en taille à partir de la réponse acoustique. L'inversion des données acoustiques seraient notamment facilitée par la haute résolution fréquentielle apportée par les sondeurs large bande.

Ce chapitre nous a permis d'extrapoler la répartition de la couche de siphonophores observée en surface dans le chapitre 3 sur une partie importante du GdG. Au vu de la grande extension spatiale de la couche de petits siphonophores, il est possible que certaines CDD "fantômes" observés dans d'autres écosystèmes (Mair et al., 2005) soient produites par des siphonophores. La combinaison d'une méthode de segmentation non supervisée avec une analyse discriminante supervisée sur des données large bande nous a permis d'isoler la réponse acoustique particulière de la couche de petits siphonophores dans un grand jeu de données complexe. Ces méthodes ont produit de bon résultats du fait de la richesse de l'information fréquentielle contenue dans les données large bande. Des méthodes de classification plus complexes sont souvent nécessaires pour discriminer des réflecteurs à partir de données acoustique multifréquence bande étroite (Korneliusen et al., 2018). Le développement des méthodes de "machine learning" pourrait faciliter encore à l'avenir l'analyse en routine de données acoustiques large bande.



# Chapitre 5

## Conclusion et Perspectives

*"Nos vérités sont provisoires; battues en brèche par les vérités de demain."*

- Jean-Henri Fabre, *Les souvenirs entomologiques*



## 5.1 Composition des couches diffusantes denses

Nous avons montré dans le chapitre 2 que les données collectées dans certaines couches diffusantes denses (CDD) observées dans le golfe de Gascogne (GdG) au printemps ne corroboraient pas les hypothèses sur leurs compositions proposées par Remond (2015). Les résultats du chapitre 2 suggéraient que les CDD échantillonnées étaient constituées de nombreux organismes porteurs d'une petite bulle de gaz résonante, plutôt que de rares organismes porteurs d'une bulle de gaz résonante de taille plus importante. Ce résultat a également permis de valider que, malgré des volumes échantillonnés importants, les sondeurs de coques étaient adaptés à l'étude des CDD constituées de nombreux petits organismes résonants.

Les réflecteurs produisant les CDD observées dans le GdG au printemps n'ayant pas été identifiés à l'issue du chapitre 2, les résultats d'échantillonnages plus exhaustifs visant à préciser la composition de CDD observées à échelle grossière ( $\approx 1$  km) mis en place durant la campagne PELGAS 2016 ont été présentés dans le chapitre 3.

L'analyse de ces données dans le chapitre 3 a permis de confirmer que la réponse acoustique des CDD était composite, constituée de la somme des réponses acoustiques de nombreux réflecteurs aux propriétés et densités très différentes. Nous avons montré plus spécifiquement que la réponse acoustique des CDD était dominée aux basses fréquences (18-120 kHz) par des organismes porteurs d'une bulle de gaz comme des *Siphonophores physonectes* ou des poissons mésopélagiques. Aux plus hautes fréquences (150-350 kHz), cette réponse acoustique était dominée par des organismes non résonants, tels que des ptéropodes, des copépodes ou des euphausiacés. Ces résultats ont permis de valider pour la première fois l'hypothèse formulée par plusieurs auteurs (Lezama-Ochoa et al., 2011; Trenkel and Berger, 2013; Remond, 2015), selon laquelle certaines CDD du GdG pouvaient être produites par des siphonophores physonectes. Cette hypothèse n'avait pas été validée jusque-là du fait de l'absence d'échantillonnage biologique (Lezama-Ochoa et al., 2011; Trenkel and Berger, 2013) ou de la difficulté à échantillonner ces organismes sans outils d'imagerie (Benfield et al., 2003; Robison, 2004; Remond, 2015). Les siphonophores physonectes étaient présents dans deux CDD différentes et présentaient une stratification en taille :

- Les siphonophores échantillonnés dans la couche de surface présentaient un pneumatophore d'environ 0.3 mm de long, produisant un pic de résonance entre 50 et 120 kHz. Seuls les pneumatophores de ces siphonophores ont pu être détectés dans les échantillons des filets à mésozooplancton, grâce aux outils d'imagerie (ZooCAM, Zooscan). Leurs corps gélatineux n'ont pas été observés par les caméras montées sur les filets et devaient donc être de taille réduite (quelques cm).
- Les siphonophores échantillonnés dans la couche de fond présentaient un pneu-

matophore de 1 à 2 mm de long, produisant un pic de résonance entre 18 et 38 kHz. Leurs corps gélatineux d'environ 1 mètre de long ont été observés à l'aide de caméras.

Malgré les améliorations des méthodes d'échantillonnage présentées précédemment, certaines parties de la réponse acoustique des CDD présentées dans le chapitre 3 n'ont pas pu être expliquées par approche directe à partir des données biologiques et vidéo collectées en même temps que les données acoustiques. L'utilisation de sondeurs large bande a notamment permis de caractériser beaucoup plus finement la réponse acoustique des cibles, et notamment la présence ou l'absence de pics de résonance. L'absence de mode large bande pour les transducteurs 18 et 38 a limité la caractérisation acoustique des pics de résonance produits aux basses fréquences par les juvéniles de poissons et les grands siphonophores.

Les données acoustiques large bande présentées au chapitre 3 ont également permis de caractériser la variabilité fréquentielle interne des CDD. Nous avons montré que la réponse fréquentielle des CDD pouvait être spatialement hétérogène, avec la présence notamment de fortes stratifications en profondeur, non visibles lors d'un examen visuel des échogrammes en temps réel. Cette variabilité fréquentielle interne peut induire des biais importants lors du ciblage des CDD à échantillonner biologiquement.

Dans le chapitre 4, nous avons étudié plus spécifiquement la répartition des petits siphonophores de surface dans le nord du GdG en extrapolant à une zone plus large les résultats obtenus à échelle grossière dans le chapitre 3. Le chapitre 4 a permis de valider la combinaison d'approches de classification non supervisées et supervisées pour résumer d'une part l'information fréquentielle détaillée apportée par l'acoustique large bande, et propager à méso échelle les informations sur la composition taxinomique des CDD obtenues à échelle grossière.

La CDD de petits siphonophores était concentré dans le nord-ouest du golfe et se prolongeait manifestement en mer d'Iroise. Sur toute cette aire de répartition, la densité de siphonophores a été estimée à en moyenne  $6 \text{ ind.m}^{-3}$ , entre 10 et 20 m de profondeur. Cette couche était étendue sur au moins 230 km de long pour 80 km de large et regroupait une quantité importante de ces organismes, à une profondeur inhabituelle pour des siphonophores (Knutsen et al., 2018; Proud et al., 2018).

Des portions importantes de la colonne d'eau de certaines zones du nord du GdG présentaient une réponse acoustique similaire à celle de la CDD de petits siphonophores. Aucun échantillonnage biologique adapté n'ayant été effectué dans ces zones, la présence de petits siphonophores en dessous de 20 m de profondeur dans d'autres zones du GdG n'a pas pu être confirmée.



Les siphonophores présentent une grande variété de taille et de dimension de pneumatophores (Proud et al., 2018). Ils peuvent donc produire des pics de résonance sur une gamme de fréquence large, allant d'une dizaine à une centaine de kHz, en fonction de la taille du pneumatophore et de la profondeur. Notre étude confirme que des siphonophores de différentes tailles pourraient contribuer à la production des CDD "fantômes" observée chaque printemps dans le GdG, mais aussi dans d'autres zones (Proud et al., 2018). Cette hypothèse resterait à vérifier en appliquant des méthodologies combinant acoustique large bande, échantillonnage par filet et imagerie dans d'autres zones de l'aire de distribution des siphonophores physonectes.

## 5.2 Perspectives

### 5.2.1 Les siphonophores dans l'écosystème pélagique du Golfe de Gascogne

Nous avons démontré dans cette thèse que des siphonophores physonectes produisant des CDD étaient abondants dans le Nord Ouest du GdG au printemps 2016. Au vu de l'abondance des CDD au printemps dans le GdG (Lezama-Ochoa et al., 2011; Trenkel and Berger, 2013; Remond, 2015), les siphonophores physonectes pourraient être présents de façon récurrente dans l'écosystème pélagique du GdG au printemps.

Les siphonophores physonectes sont, comme beaucoup d'organismes gélatineux, mal connus, notamment à cause de leur difficulté d'échantillonnage par filets (Robison, 2004). Ce sont en grande majorité des prédateurs "passifs" (Pugh, 1989), qui se nourrissent en déployant un réseau de tentacules pouvant atteindre plusieurs mètres de long pour capturer les organismes entrant en contact avec ceux-ci. Ils prédatent principalement les organismes présentant des facultés de nage limitées, comme les copépodes, le phytoplancton ou d'autres organismes gélatineux (Choy et al., 2017). Néanmoins ces organismes capturent aussi régulièrement des poissons mésopélagiques (Arai, 1988; Choy et al., 2017), parfois de grande taille (Pagès and Madin, 2010). Comme les méduses, les siphonophores physonectes sont généralement considérés comme des "culs-de-sac trophiques" (Pauly et al., 2009), car ils présentent peu de prédateurs connus, même si certaines études montrent une situation plus nuancée (Arai, 1988; Choy et al., 2017).

Les siphonophores, comme les autres cnidaires pélagiques et les cténophores, sont connus pour être les principaux prédateurs des écosystèmes marins présentant une "faible" productivité, telle que les milieux épi-pélagique (0-200 m) ou méso-pélagique (200 - 1000 m) (Mills, 1995; Robison, 2004; Choy et al., 2017). La majorité des études les concernant sont effectuées dans ces écosystèmes (Pugh, 1989; Mills, 1995; Choy et al., 2017). Néanmoins, ces organismes sont présents partout (Pauly et al., 2009), et notamment dans les milieux eutrophes présentant une "forte" productivité biologique (Mills, 1995), comme certains fjords (Hosia and Båmstedt, 2008), les zones néritiques (de la côte à la rupture du plateau, chapitre 4), voir les zones côtières (Baxter et al., 2012). Leur importance dans ces écosystèmes moins profonds est encore en grande partie inconnue (Mills, 1995). L'impact des siphonophores physonectes sur les écosystèmes eutrophes n'est généralement décrit qu'en cas de prolifération exceptionnelle, où s'ils peuvent nuire à des activités économiques telles que la pêche ou l'aquaculture (Rogers et al., 1978; Båmstedt et al., 1998; Knutsen et al., 2018).

Nous avons pu montrer que les siphonophores physonectes étaient les réflecteurs dominant, aux basses fréquences (18-120 kHz), la réponse des CDD du nord du GdG au

printemps 2016. Cependant il est difficile de dire si leurs densités élevées étaient un événement exceptionnel, même si leurs présences a été observée après 2016 dans le GdG au printemps (Cf. campagne PHOENIX 2017 et 2018, Doray, 2017, 2018). Nous avons une connaissance très limitée des impacts de ces siphonophores sur des écosystèmes néritiques comme le GdG. En grand nombre, ils pourraient présenter une pression de prédation non négligeable sur les bas niveaux trophiques, mais aussi sur les jeunes stades de développement des poissons commerciaux. Les siphonophores sont des organismes cryptiques, qu'il convient de chercher spécifiquement pour bien les échantillonner (Pugh, 1999). Des échantillonnages spécifiques de ces organismes, couplant acoustique large bande, échantillonnages biologiques et vidéos (chapitre 3) pour évaluer la périodicité de leur présence, mais aussi étudier leurs distributions verticales, horizontales et en taille, permettraient de mieux comprendre la dynamique de l'écosystème pélagique du GdG. De plus, les siphonophores ne sont généralement pas pris en compte dans les modèles d'écosystème, ou alors mélangés avec tous les autres taxons du zooplancton/micronecton gélatineux (Pauly et al., 2009). L'incorporation de ces organismes dans un modèle écosystémique du golfe pourrait aussi être une voie d'évaluation de leur impact trophique sur l'écosystème pélagique, mais cela nécessiterait de nouvelles données difficiles à obtenir, renseignant sur l'alimentation des siphonophores et de leurs prédateurs.

Outre les siphonophores, la réponse acoustique des couches diffusantes étudiées était toujours produite par des organismes GB résonants aux basses fréquences et de mésozooplancton FL et EL aux plus hautes fréquences. Les couches diffusantes observées dans le GdG sont ainsi dans la majorité des cas, produites par des assemblages d'organismes. Certains de ces réflecteurs vont présenter une réponse acoustique forte de par leur taille, leur nombre (cf. ptéropodes et copépodes du chapitre 3) ou leurs propriétés physiques (cf. organismes GB), et dominer tout ou une partie de la bande de fréquence de la réponse acoustique. D'autres, parfois en plus grand nombre, ne vont contribuer que marginalement, voire pas du tout, à la réponse acoustique en étant "masqués" par des réflecteurs plus forts (cf. les salpes du chapitre 2). Si les études acoustiques nous permettent de suivre et de quantifier les principaux organismes contributeurs de ces couches, d'autres types d'échantillonnages seraient nécessaires pour étudier les potentielles interactions entre les organismes les composant. Existait-il une relation trophique, mutualiste ou commensaliste entre petits siphonophores et ptéropodes dans la couche de surface, ou entre grands siphonophores et juvéniles d'argentine dans la couche de fond? Des observations *in situ* de leurs interactions (Choy et al., 2017), des études de contenus stomacaux (Arai, 1988), voire des expériences contrôlées en bassins (Arai, 1988) seraient nécessaires pour répondre à ces questions.

Cette thèse nous a permis de progresser dans l'étude des couches diffusantes, mais de nombreuses inconnues demeurent, les CDD échantillonnées ne représentant pas la totalité de la diversité des CDD du GdG. D'autres études utilisant une même méthodo-

logie ont été menées dans le GdG depuis 2016 pour étudier la composition des couches diffusantes (Doray, 2017, 2018). Les différentes signatures large bande des couches diffusantes observées pendant ces campagnes pourraient servir à constituer une "banque" de réponses fréquentielles des organismes observés dans le GdG. Celle-ci pourrait servir de jeux d'apprentissage dans des classifications supervisées visant à définir la distribution de CDD ayant une réponse fréquentielle caractéristique (Korneliusson et al., 2016). Cette approche par classification supervisée pourrait permettre de préciser la composition des couches diffusantes observées par acoustique sans échantillonnage biologique ou vidéo complémentaire (ex : enregistrements acoustiques lors de campagnes de chalutage de fond, observatoires sous-marin de fond de mer...).

Des données acoustiques ont été acquises dans tout le GdG pendant les campagnes PELGAS au moyen de sondeurs bande étroite, pour évaluer la biomasse de petits poissons pélagiques. Une autre piste de recherche serait de faire le lien entre données large bande et bande étroite, par exemple en utilisant les données bande étroite du réseau PELGAS pour extrapoler la répartition d'une couche diffusante échantillonnée à fine échelle à l'aide de filet, de vidéo et d'acoustique large bande.

### 5.2.2 Couches diffusantes et siphonophores

Le GdG n'est pas le seul écosystème où des CDD "fantômes" sont observées régulièrement (Holliday and Pieper, 1995; Lawson et al., 2004; Mair et al., 2005; Ballón et al., 2011). La difficulté d'établir des relations entre les données de captures des filets et les données acoustiques généralement observées dans le cas des CDD explique que peu de publications mentionnent ces couches dans la littérature, malgré les observations récurrentes de celles-ci lors de campagnes océanographiques (Roudaut G., Lebourges-Dhaussy A., com. Pers. ).

Comme dans le GdG, les siphonophores physonectes ont été identifiés comme étant des réflecteurs contribuant de façon importante à la réponse acoustique des CDD dans d'autres écosystèmes (Warren, 2001; Båmstedt et al., 2003; Lawson et al., 2004; Lavery et al., 2007; Knutsen et al., 2018). Les siphonophores physonectes pourraient également contribuer de façon importante à la réponse acoustique des couches diffusantes profondes ("Deep Scattering Layer", DSL) (Barham, 1966; Kloser et al., 2016; Proud et al., 2018), au même titre que les poissons mésopélagiques (Proud et al., 2018). Ces organismes gélatineux pourraient ainsi présenter une répartition et un rôle écologique plus important que ce qui a été admis jusque là, que ce soit dans les domaines épipélagique et mésopélagique ou dans les milieux pélagiques néritiques (Mills, 1995).

L'analyse de la répartition des siphonophores physonectes passera par l'utilisation de nouveaux moyens d'échantillonnage, les filets ayant démontré leur inefficacité (Pugh, 1989). Nous avons présenté dans cette thèse une méthode basée sur l'utilisation combinée de différents outils : filets, vidéos *in situ* et acoustique large bande à partir d'un navire de recherche. L'acoustique large bande a été déterminante, en fournissant des données avec une résolution fréquentielle plus importante que les sondeurs à bande étroite. Cette richesse fréquentielle a permis de caractériser sans équivoque la signature fréquentielle des petits siphonophores, et d'obtenir de meilleurs résultats de classification supervisée ou non, lors de la segmentation des échogrammes.

De nouveaux équipements pourraient également faciliter l'échantillonnage des siphonophores physonectes, tel que la bathysonde équipée de sondeur large bande et de caméra stéréo développée par Kloser et al. (2016), des dispositifs d'imageries *in situ* tel que l'ISIS (*In Situ* Ichthyoplankton Imaging System, Cowen and Guigand, 2008; Greer et al., 2016) ou le Zooglider (Ohman et al., 2019), ou le "DeepSee" (Lavery, 2018), qui combinera acoustique large bande, vidéo et imagerie *in situ*.

La combinaison de ces nouvelles technologies dans des plateformes variées ouvre la voie à une caractérisation de la distribution spatiale et de la densité de siphonophores physonectes dans les écosystèmes marins. L'obtention de ces données nouvelles permettra de réévaluer le rôle écologique de ces prédateurs, afin d'obtenir une image plus réaliste de la structure des flux trophiques entre plancton et consommateurs primaires dans les modèles écosystémiques (en explorant notamment l'hypothèse du "cul-de-sac trophique"). Ces informations quantitatives devraient également permettre de mieux évaluer l'impact de la prédation des siphonophores physonectes sur la dynamique des populations des poissons fourrages exploitées. Ces connaissances nouvelles pourraient s'avérer importantes pour l'approche écosystémique des pêches, si les populations de siphonophores étaient amenées à se développer de façon exponentielle sous l'effet des changements globaux en cours (dérèglement climatique, surpêche, pollution) (Mills, 2001; Brotz et al., 2012).



# Références

*"Besides, I like libraries. It makes me feel comfortable and secure to have walls of words, beautiful and wise, all around me."*

- Roger Zelazny, *Nine Princes in Amber*





## Bibliographie

- Ainslie, M. A. and Leighton, T. G. (2011). Review of scattering and extinction cross-sections, damping factors, and resonance frequencies of a spherical gas bubble. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130(5) :3184–3208. [17](#), [62](#), [69](#)
- Albaina, A. and Irigoien, X. (2007). Fine scale zooplankton distribution in the Bay of Biscay in spring 2004. *Journal of Plankton Research*, 29(10) :851–870. [113](#)
- Alexander, R. (1966). Physical aspects of swimbladder function. *Biological Reviews*, 41(1) :141–176. [69](#)
- Anderson, V. C. (1950). Sound Scattering from a Fluid Sphere. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 22(4) :426–431. [10](#), [12](#)
- Andreeva, I. (1964). Scattering of sound by air bladders of fish in deep sound-scattering ocean layers. *Sov. Phys. Acoust.*, 10 :17–20. [16](#)
- Antona, A. (2016). *Remote Fish Species and Size Identification Using Broadband Echosounders*. PhD thesis, Wageningen University, IMARES. [19](#), [23](#)
- Arai, M. N. (1988). Interactions of fish and pelagic coelenterates. *Canadian Journal of Zoology*, 66(9) :1913–1927. [150](#), [151](#)
- Ballón, M., Bertrand, A., Lebourges-Dhaussy, A., Gutiérrez, M., Ayón, P., Grados, D., and Gerlotto, F. (2011). Is there enough zooplankton to feed forage fish populations off Peru? An acoustic (positive) answer. *Progress in Oceanography*, 91(4) :360–381. [152](#)
- Banse, K. (1995). Zooplankton : Pivotal role in the control of ocean production. *ICES Journal of Marine Science*, 52(3-4) :265–277. [61](#)
- Barham, E. G. (1963). Siphonophores and the Deep Scattering Layer. *Science*, 140(3568) :826–828. [21](#), [25](#), [26](#)
- Barham, E. G. (1966). Deep Scattering layer migration and composition : observations from a diving saucer. *Science*, 151(3716) :1399–1403. [21](#), [25](#), [79](#), [142](#), [152](#)
- Barkley, R. A. (1972). Selectivity of towed-net samplers. *Fish. Bull. US*, 70(3) :799–820. [23](#), [25](#)
- Bassett, C., De Robertis, A., Wilson, C. D., and Ratilal, H. e. P. (2018). Broadband echosounder measurements of the frequency response of fishes and euphausiids in the Gulf of Alaska. *ICES Journal of Marine Science*, 75(3) :1131–1142. [19](#), [20](#), [61](#), [63](#), [79](#), [114](#)
- Bauer, D. F. (1972). Constructing Confidence Sets Using Rank Statistics. *Journal of the American Statistical Association*, 67(339) :687–690. [42](#)

- Baxter, E., McAllen, R., Allcock, A., and Doyle, T. (2012). Abundance, distribution and community composition of small gelatinous zooplankton in southern Irish coastal waters. *Biology and Environment : Proceedings of the Royal Irish Academy*, pages 91–103. [26](#), [142](#), [150](#)
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S., and Reid, P. C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426(6967) :661–664. [61](#)
- Behrenfeld, M. J. and Boss, E. S. (2018). Student’s tutorial on bloom hypotheses in the context of phytoplankton annual cycles. *Global Change Biology*, 24(1) :55–77. [141](#)
- Benfield, M. C., Lavery, A. C., Wiebe, P. H., Greene, C. H., Stanton, T. K., and Copley, N. J. (2003). Distributions of physonect siphonulae in the Gulf of Maine and their potential as important sources of acoustic scattering. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(7) :759–772. [25](#), [26](#), [54](#), [79](#), [113](#), [142](#), [147](#)
- Benoit-Bird, K. J. (2009). The effects of scattering-layer composition, animal size, and numerical density on the frequency response of volume backscatter. *ICES Journal of Marine Science*, 66(3) :582–593. [21](#), [22](#), [67](#)
- Benoit-Bird, K. J. and Lawson, G. L. (2016). Ecological Insights from Pelagic Habitats Acquired Using Active Acoustic Techniques. *Annual Review of Marine Science*, 8(1) :463–490. [17](#), [21](#), [23](#), [26](#), [61](#)
- Benoit-Bird, K. J., Moline, M. A., and Southall, B. L. (2017). Prey in oceanic sound scattering layers organize to get a little help from their friends : Schooling within sound scattering layers. *Limnology and Oceanography*, 62(6) :2788–2798. [78](#)
- Blackett, M., Licandro, P., Coombs, S. H., and Lucas, C. H. (2014). Long-term variability of the siphonophores *Muggiaea atlantica* and *M. kochi* in the Western English Channel. *Progress in Oceanography*, 128 :1–14. [113](#)
- Blaxter, J. and Batty, R. (1990). Swimbladder “behaviour” and target strength. *Rapports et Proces-verbaux des Réunions du Conseil International pour l’Exploration de la Mer*, 189 :233–244. [69](#)
- Båmstedt, U., Fosså, J. H., Martinussen, M. B., and Fosshagen, A. (1998). Mass occurrence of the physonect siphonophore *Apoemia uvaria* (Lesueur) in Norwegian waters. *Sarsia*, 83(1) :79–85. [113](#), [142](#), [150](#)
- Båmstedt, U., Kaartvedt, S., and Youngbluth, M. (2003). An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *Journal of Plankton Research*, 25(11) :1307–1318. [152](#)

- Brierley, A., Axelsen, B., Buecher, E., Sparks, C., Boyer, H., and Gibbons, M. (2001). Acoustic observations of jellyfish in the Namibian Benguela. *Marine Ecology Progress Series*, 210 :55–66. [26](#)
- Brierley, A., Boyer, D., Axelsen, B., Lynam, C., Sparks, C., Boyer, H., and Gibbons, M. (2005). Towards the acoustic estimation of jellyfish abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 295 :105–111. [21](#), [35](#)
- Brodeur, R. D., Seki, M. P., Pakhomov, E. A., and Sunstov, A. V. (2005). Micronekton – What are they and why are they important? *PICES Press*, 13 :7–11. [21](#), [25](#), [61](#)
- Brotz, L., Cheung, W. W., Kleisner, K., Pakhomov, E. A., and Pauly, D. (2012). Increasing jellyfish populations : trends in large marine ecosystems. In *Jellyfish Blooms IV*, pages 3–20. Springer. [153](#)
- Chapman, R. P. and Marshall, J. R. (1966). Reverberation from Deep Scattering Layers in the Western North Atlantic. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 40(2) :405. [19](#)
- Choy, C. A., Haddock, S. H. D., and Robison, B. H. (2017). Deep pelagic food web structure as revealed by *in situ* feeding observations. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 284(1868) :20172116. [26](#), [113](#), [141](#), [150](#), [151](#)
- Chu, D., Foote, K. G., and Stanton, T. K. (1993). Further analysis of target strength measurements of Antarctic krill at 38 and 120 kHz : Comparison with deformed cylinder model and inference of orientation distribution. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 93(5) :2985. [12](#), [68](#)
- Colas, F., Tardivel, M., Perchoc, J., Lunven, M., Forest, B., Guyader, G., Danielou, M., Le Mestre, S., Bourriau, P., Antajan, E., Sourisseau, M., Huret, M., Petitgas, P., and Romagnan, J. (2018). The ZooCAM, a new in-flow imaging system for fast onboard counting, sizing and classification of fish eggs and metazooplankton. *Progress in Oceanography*, 166 :54–65. [58](#), [66](#), [79](#), [192](#)
- Colebrook, J. (1978). Continuous plankton records-zooplankton and environment, northeast Atlantic and North-Sea, 1948-1975. *Oceanologica acta*, 1(1) :9–23. [113](#)
- Colombo, G. (2003). Acoustic characterization of gelatinous plankton aggregations : four case studies from the Argentine continental shelf. *ICES Journal of Marine Science*, 60(3) :650–657. [26](#)
- Copley, J. (2014). Just how little do we know about the ocean floor? *The Conversation*. [4](#)
- Costello, J. H., Pieper, R. E., and Holliday, D. (1989). Comparison of acoustic and pump sampling techniques for the analysis of zooplankton distributions. *Journal of Plankton Research*, 11(4) :703–709. [35](#)

- Cowen, R. K. and Guigand, C. M. (2008). In situ ichthyoplankton imaging system ( I SIIS ) : system design and preliminary results : In situ ichthyoplankton imaging system. *Limnology and Oceanography : Methods*, 6(2) :126–132. [153](#)
- Cushing, D. and Richardson, I. (1956). A record of plankton on the echo-sounder. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 35(01) :231–240. [21](#)
- Dache, E. and Romagnan, J. (2018). Cartographie d'une couche dense de ptéropodes dans le Nord du golfe de Gascogne. [135](#), [138](#), [213](#)
- Davison, P., Checkley, D., Koslow, J., and Barlow, J. (2013). Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean. *Progress in Oceanography*, 116 :14–30. [61](#)
- Davison, P. C., Koslow, J. A., and Kloser, R. J. (2015). Acoustic biomass estimation of mesopelagic fish : backscattering from individuals, populations, and communities. *ICES Journal of Marine Science*, 72(5) :1413–1424. [61](#)
- de Boyer Montégut, C. (2004). Mixed layer depth over the global ocean : An examination of profile data and a profile-based climatology. *Journal of Geophysical Research*, 109(C12). [120](#)
- De Robertis, A., McKelvey, D. R., and Ressler, P. H. (2010). Development and application of an empirical multifrequency method for backscatter classification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(9) :1459–1474. [23](#), [63](#)
- Demer, D. A., Andersen, L. N., Bassett, C., Berger, L., Chu, D., Condiotty, J., Cutter Jr., G., Hutton, B., Korneliussen, R. J., Le Bouffant, N., Macaulay, G. J., Michaels, W. L., Murfin, D., Pobitzer, A., Renfree, J. S., Sessions, T. S., Stierhoff, K. L., and Thompson, C. (2017). USA–Norway EK80 Workshop Report : Evaluation of a wideband echosounder for fisheries and marine ecosystem science. Cooperative Research Report 336, ICES, NOAA's Southwest Fisheries Science Center in San Diego, California, USA. [20](#), [61](#), [63](#), [65](#), [190](#), [214](#)
- Demer, D. A., Berger, L., Bernasconi, M., Eckhard, B., Boswell, K., Chu, D., Domokos, R., Dunford, A., Fässler, S., Gauthier, S., Hufnagle, L. T., Jech, J. M., Le Bouffant, N., Lebourges Dhaussy, A., Lurton, X., Macaulay, G. J., Perrot, Y., Ryan, T. E., Parker-Stetter, S., Stienessen, S., Weber, T., and Williamson, N. (2015). Calibration of acoustic instruments. Technical Report 326, ICES, Denmark. [40](#), [63](#), [188](#)
- Dessier, A., Bustamante, P., Chouvelon, T., Huret, M., Pagano, M., Marquis, E., Rousseaux, F., Pignion-Mussaud, C., Mornet, F., Bréret, M., and Dupuy, C. (2018). The spring mesozooplankton variability and its relationship with hydrobiological structure over year-to-year changes (2003–2013) in the southern Bay of Biscay (Northeast Atlantic). *Progress in Oceanography*, 166 :76–87. [113](#)

- Dietz, R. S. (1948). Deep scattering layer in the Pacific and Antarctic Oceans. *J. mar. Res.*, 7(3) :430–442. [21](#)
- Diner, N. and Marchand, P. (1995). *Acoustique et pêche maritime*. Editions Quae. [177](#), [180](#), [213](#)
- Doray, M. (2017). PHOENIX 2017 cruise, RV Thalassa. [142](#), [151](#), [152](#)
- Doray, M. (2018). PHOENIX 2018 cruise, RV Thalassa. [26](#), [142](#), [151](#), [152](#)
- Doray, M., Berger, L., Le Bouffant, N., Coail, J. Y., Vacherot, J. P., de La Bernardie, X., Morinière, P., Lys, E., Schwab, R., and Petitgas, P. (2016a). A method for controlled target strength measurements of pelagic fish, with application to European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *ICES Journal of Marine Science*, 73(8) :1987–1997. [37](#), [42](#), [79](#)
- Doray, M., Duhamel, E., Huret, M., and Petitgas, P. (2013). PELGAS 2013 cruise, Thalassa R/V. [30](#)
- Doray, M., Duhamel, E., Huret, M., and Petitgas, P. (2014). PELGAS 2014 cruise, Thalassa R/V. [37](#)
- Doray, M., Duhamel, E., Huret, M., and Petitgas, P. (2016b). PELGAS 2016 cruise, Thalassa R/V. [57](#), [62](#), [115](#)
- Doray, M., Petitgas, P., Nelson, L., Mahevas, S., Josse, E., and Reynal, L. (2009). The influence of the environment on the variability of monthly tuna biomass around a moored, fish-aggregating device. *ICES Journal of Marine Science*, 66(6) :1410–1416. [23](#)
- Doray, M., Petitgas, P., Romagnan, J. B., Huret, M., Duhamel, E., Dupuy, C., Spitz, J., Authier, M., Sanchez, F., Berger, L., Doremus, G., Bourriau, P., Grellier, P., and Massé, J. (2018). The PELGAS survey : ship-based integrated monitoring of the Bay of Biscay pelagic ecosystem. *Progress in Oceanography*, 166 :15–29. [28](#), [29](#), [61](#), [115](#), [135](#), [138](#), [208](#), [213](#)
- Dupré, S., Berger, L., Le Bouffant, N., Scalabrin, C., and Bourillet, J.-F. (2014). Fluid emissions at the Aquitaine Shelf (Bay of Biscay, France) : A biogenic origin or the expression of hydrocarbon leakage? *Continental Shelf Research*, 88 :24–33. [27](#)
- Efron, B. and Tibshirani, R. J. (1994). *An introduction to the bootstrap*. CRC press. [42](#)
- Everitt, B., Landau, S., and Leese, M. (1993). *Cluster analysis*. Edward arnold and halsted press edition. [41](#), [119](#)
- Faivre, R., Iooss, B., Mahévas, S., Makowski, D., and Monod, H. (2013). *Analyse de sensibilité et exploration de modèles : application aux sciences de la nature et de l'environnement*. Editions Quae. [70](#)

- Foote, K. G. (1978). Analysis of empirical observations on the scattering of sound by engaged aggregations of fish. *Fiskeridirektoratets havforskningsinstitutt*, 16 :422–455. [182](#)
- Foote, K. G. (1983). Linearity of fisheries acoustics, with addition theorems. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 73(6) :1932. [182](#)
- Foote, K. G. (1987). Fish target strengths for use in echo integrator surveys. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 82(3) :981–987. [18](#)
- Foote, K. G., Atkins, P. R., Francis, D. T. I., and Knutsen, T. (2005). Measuring echo spectra of marine organisms over a wide bandwidth. page 8, Heraklion, Crete, Greece. [20](#)
- Foote, K. G., Knudsen, H. P., and Vestnes, G. (1983). Standard calibration of echo sounders and integrators with optimal copper spheres. [18](#)
- Fromant, G. (2015). *Mesure de Matières En Suspension (MES) dans la colonne d'eau par combinaison de méthodes acoustiques et optiques*. PhD thesis, Université de Bretagne Occidentale, Institut Universitaire Européen de la Mer (IUM), au Laboratoire Domaines Océaniques (LDO - UMR 6538). [26](#), [79](#)
- Furusawa, M. (1988). Prolate spheroidal models for predicting general trends of fish target strength. *Journal of the Acoustical Society of Japan (E)*, 9(1) :13–24. [12](#), [16](#)
- García-Seoane, E., Álvarez Colombo, G., Miquel, J., Rodríguez, J., Guevara-Fletcher, C., Álvarez, P., and Saborido-Rey, F. (2016). Acoustic detection of larval fish aggregations in Galician waters (NW Spain). *Marine Ecology Progress Series*, 551 :31–44. [25](#), [54](#), [140](#)
- Gilmer, R. W. and Harbison, G. R. (1986). Morphology and field behavior of pteropod molluscs : feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peraclididae (Gastropoda : Thecosomata). *Marine Biology*, 91(1) :47–57. [109](#), [141](#)
- Gjøsaeter, J. and Kawaguchi, K. (1980). *A review of the world resources of mesopelagic fish*. Number 193. Food & Agriculture Org. [24](#)
- Gorska, N. (2000). Evaluation of sound extinction and echo interference in densely aggregated zooplankton. *OCEANOLOGICA*, 42(3) :315–334. [78](#)
- Gorska, N. (2018). Impact of the microphytobenthos photosynthesis on the Baltic sandy sediment backscattering properties (WGFAST). [26](#)
- Gorska, N., Ona, E., and Korneliussen, R. (2005). Acoustic backscattering by Atlantic mackerel as being representative of fish that lack a swimbladder. Backscattering by individual fish. *ICES Journal of Marine Science*, 62(5) :984–995. [68](#)



- Gorsky, G., Ohman, M. D., Picheral, M., Gasparini, S., Stemmann, L., Romagnan, J.-B., Ca-wood, A., Pesant, S., Garcia-Comas, C., and Prejger, F. (2010). Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *Journal of Plankton Research*, 32(3) :285–303. [66](#), [192](#)
- Greenlaw, C. F. (1979). Acoustical estimation of zooplankton populations. *Limnology and Oceanography*, 24(2) :226–242. [21](#)
- Greenlaw, C. F. and Johnson, R. K. (1982). Physical and acoustical properties of zooplankton. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 72(6) :1706. [22](#)
- Greer, A. T., Woodson, C. B., Smith, C. E., Guigand, C. M., and Cowen, R. K. (2016). Examining mesozooplankton patch structure and its implications for trophic interactions in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Plankton Research*, 38(4) :1115–1134. [153](#)
- Hamner, W. M., Madin, L. P., Alldredge, A. L., Gilmer, R. W., and Hamner, P. P. (1975). Underwater observations of gelatinous zooplankton : Sampling problems, feeding biology, and behavior : Gelatinous zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 20(6) :907–917. [23](#)
- Holliday, D. (1977). Extracting bio-physical information from the acoustic signature of marine organisms. *Oceanic sound scattering prediction*, pages 619–624. [21](#), [22](#), [143](#)
- Holliday, D. and Pieper, R. (1995). Bioacoustical oceanography at high frequencies. *ICES Journal of Marine Science*, 52(3-4) :279–296. [27](#), [152](#)
- Holliday, D. V., Pieper, R. E., and Kleppel, G. S. (1989). Determination of zooplankton size and distribution with multifrequency acoustic technology. *ICES Journal of Marine Science*, 46(1) :52–61. [21](#)
- Horn, M. H. (1975). Swimbladder state and structure in relation to behavior and mode of life in stromateoid fishes. *Fishery bulletin*, 73 :95–109. [26](#), [69](#)
- Horne, J. K. (2000). Acoustic approaches to remote species identification : a review. *Fishes Oceanography*, 9(4) :356–371. [18](#), [19](#)
- Hosia, A. and Båmstedt, U. (2008). Seasonal abundance and vertical distribution of siphonophores in western Norwegian fjords. *Journal of Plankton Research*, 30(8) :951–962. [26](#), [142](#), [150](#)
- Hunt, B., Pakhomov, E., Hosie, G., Siegel, V., Ward, P., and Bernard, K. (2008). Pteropods in Southern Ocean ecosystems. *Progress in Oceanography*, 78(3) :193–221. [141](#)
- Ibaibarriaga, L., Irigoien, X., Santos, M., Motos, L., Fives, J. M., Franco, C., Lago De Lanzós, A., Acevedo, S., Bernal, M., Bez, N., Eltink, G., Farinha, A., Hammer, C., Iversen, S. A.,

- Milligan, S. P., and Reid, D. G. (2007). Egg and larval distributions of seven fish species in north-east Atlantic waters. *Fisheries Oceanography*, 16(3) :284–293. [113](#)
- ICES (2013). Manual for the Midwater Ring Net sampling during IBTS Q1. Technical report, Series of ICES Survey Protocols SISP 2-MIK 2, Copenhagen, Denmark. [25](#)
- Irigoiien, X., Klevjer, T. A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuña, J. L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J. I., Hernandez-Leon, S., Agusti, S., Aksnes, D. L., Duarte, C. M., and Kaartvedt, S. (2014). Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature Communications*, 5(1). [21](#), [24](#), [25](#), [61](#)
- Jech, J. M., Horne, J. K., Chu, D., Demer, D. A., Francis, D. T. I., Gorska, N., Jones, B., Lavery, A. C., Stanton, T. K., Macaulay, G. J., Reeder, D. B., and Sawada, K. (2015). Comparisons among ten models of acoustic backscattering used in aquatic ecosystem research. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 138(6) :3742–3764. [10](#)
- Jech, J. M., Lawson, G. L., and Lavery, A. C. (2017). Wideband (15–260 kHz) acoustic volume backscattering spectra of Northern krill (*Meganctiphanes norvegica*) and butterfish (*Peprilus triacanthus*). *ICES Journal of Marine Science*, 74(8) :2249–2261. [20](#), [61](#)
- Jech, J. M. and Michaels, W. L. (2006). A multifrequency method to classify and evaluate fisheries acoustics data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(10) :2225–2235. [23](#)
- Kaartvedt, S., Røstad, A., Klevjer, T., and Staby, A. (2009). Use of bottom-mounted echosounders in exploring behavior of mesopelagic fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 395 :109–118. [25](#)
- Kaartvedt, S., Staby, A., and Aksnes, D. (2012). Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 456 :1–6. [24](#), [25](#), [61](#), [108](#)
- Kalish, J. M., Greenlaw, C. F., Percy, W. G., and Van Holliday, D. (1986). The biological and acoustical structure of sound scattering layers off Oregon. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 33(5) :631–653. [19](#)
- Kjaergaard, N., Bjørnø, L., Kirkegaard, E., and Lassen, H. (1990). Broadband analysis of acoustical scattering by individual fish. *Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, 189 :370–380. [19](#)
- Kloser, R. J., Ryan, T., Sakov, P., Williams, A., and Koslow, J. A. (2002). Species identification in deep water using multiple acoustic frequencies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(6) :1065–1077. [9](#), [187](#), [207](#), [213](#)



- Kloser, R. J., Ryan, T. E., Keith, G., and Gershwin, L. (2016). Deep-scattering layer, gas-bladder density, and size estimates using a two-frequency acoustic and optical probe. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*. [23](#), [24](#), [25](#), [26](#), [54](#), [61](#), [62](#), [113](#), [142](#), [152](#), [153](#), [192](#)
- Knutsen, T., Hosia, A., Falkenhaus, T., Skern-Mauritzen, R., Wiebe, P. H., Larsen, R. B., Aglen, A., and Berg, E. (2018). Coincident Mass Occurrence of Gelatinous Zooplankton in Northern Norway. *Frontiers in Marine Science*, 5(158). [24](#), [25](#), [113](#), [142](#), [148](#), [150](#), [152](#)
- Korneliussen, R., Berger, L., Campanella, F., Chu, D., Demer, D. A., De Robertis, A., Domoikos, R., Doray, M., Fielding, S., Fässler, S., Gauthier, S., Gastauer, S., Horne, J. K., Hutton, B., Iriarte, F., Jech, J. M., Kloser, R. J., Lawson, G. L., Lebourges-Dhaussy, A., McQuinn, I., Peña, M., Scouling, B., Sakinan, S., Schaber, M., Taylor, C., and Thompson, C. (2018). Acoustic target classification. [10](#), [23](#), [139](#), [143](#), [191](#)
- Korneliussen, R. J., Heggelund, Y., Macaulay, G. J., Patel, D., Johnsen, E., and Eliassen, I. K. (2016). Acoustic identification of marine species using a feature library. *Methods in Oceanography*, 17 :187–205. [152](#)
- Korneliussen, R. J. and Ona, E. (2002). An operational system for processing and visualizing multi-frequency acoustic data. *ICES Journal of Marine Science*, 59(2) :293–313. [23](#)
- Lavery, A. C. (2018). DEEP-SEE, An instrument platform for sampling the twilight zone (ICES ASC 2018). [153](#)
- Lavery, A. C., Chu, D., and Moum, J. N. (2010). Measurements of acoustic scattering from zooplankton and oceanic microstructure using a broadband echosounder. *ICES Journal of Marine Science*, 67(2) :379–394. [20](#), [108](#)
- Lavery, A. C., Stanton, T. K., McGehee, D. E., and Chu, D. (2002). Three-dimensional modeling of acoustic backscattering from fluid-like zooplankton. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 111(3) :1197. [10](#)
- Lavery, A. C., Wiebe, P. H., Stanton, T. K., Lawson, G. L., Benfield, M. C., and Copley, N. (2007). Determining dominant scatterers of sound in mixed zooplankton populations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122(6) :3304. [11](#), [14](#), [21](#), [25](#), [26](#), [35](#), [54](#), [68](#), [69](#), [71](#), [78](#), [108](#), [141](#), [142](#), [152](#), [191](#), [192](#), [207](#)
- Lawson, G. L., Wiebe, P. H., Ashjian, C. J., Gallagher, S. M., Davis, C. S., and Warren, J. D. (2004). Acoustically-inferred zooplankton distribution in relation to hydrography west of the Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 51(17-19) :2041–2072. [12](#), [22](#), [25](#), [152](#)

- Lawson, G. L., Wiebe, P. H., Ashjian, C. J., and Stanton, T. K. (2008). Euphausiid distribution along the Western Antarctic Peninsula—Part B : Distribution of euphausiid aggregations and biomass, and associations with environmental features. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(3-4) :432–454. [21](#)
- Lebart, L., Morineau, A., and Piron, M. (1995). *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod Paris. [41](#)
- Lebourges-Dhaussy, A. and Ballé-Béganton, J. (2004). Multifrequency multimodel zooplankton classification. Technical Report ICES CM 2004/R :22, International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen K Denmark. [22](#)
- Lebourges-Dhaussy, A., Coetzee, J., Hutchings, L., Roudaut, G., and Nieuwenhuys, C. (2009). Zooplankton spatial distribution along the South African coast studied by multifrequency acoustics, and its relationships with environmental parameters and anchovy distribution. *ICES Journal of Marine Science*, 66(6) :1055–1062. [21](#)
- Leroy, V. (2004). *Bulles d'air dans l'eau : couplage d'oscillateurs harmoniques et excitation paramétrique*. Acoustics, Université Paris-Diderot, Paris VII. [9](#), [186](#)
- Lezama-Ochoa, A., Ballón, M., Woillez, M., Grados, D., Irigoien, X., and Bertrand, A. (2011). Spatial patterns and scale-dependent relationships between macrozooplankton and fish in the Bay of Biscay : an acoustic study. *Marine Ecology Progress Series*, 439 :151–168. [25](#), [30](#), [57](#), [62](#), [80](#), [147](#), [150](#)
- Love, R. H. (1971). Measurements of fish target strength : a review. *Fish. Bull.*, 69(4) :703–715. [18](#)
- Love, R. H. (1975). Predictions of volume scattering strengths from biological trawl data. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 57(2) :300. [19](#), [22](#), [25](#), [62](#), [67](#)
- Love, R. H. (1978). Resonant acoustic scattering by swimbladder-bearing fish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 64(2) :571. [16](#), [69](#), [70](#)
- Love, R. H. (1993). A comparison of volume scattering strength data with model calculations based on quasisynoptically collected fishery data. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 94(4) :2255. [23](#)
- Lurton, X. (2001). Acoustique sous-marine. Présentation et applications. Technical report, Ifremer, Plouzané, France. [4](#)
- Lurton, X. (2010). *An introduction to underwater acoustics : principles and applications*. Springer-Praxis books in geophysical sciences. Springer, Berlin, second edition edition. [4](#), [177](#)

- Lynam, C. P. and Brierley, A. S. (2007). Enhanced survival of 0-group gadoid fish under jellyfish umbrellas. *Marine Biology*, 150(6) :1397–1401. [26](#)
- Mackie, G., Pugh, P., and Purcell, J. (1988). Siphonophore Biology. In *Advances in Marine Biology*, volume 24, pages 97–262. Elsevier. [25](#), [113](#)
- MacLennan, D. and Holliday, D. V. (1996). Fisheries and plankton acoustics : past, present, and future. *ICES Journal of Marine Science*, 53(2) :513–516. [20](#)
- MacLennan, N. D., Fernandes, P. G., and Dalen, J. (2002). A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES Journal of Marine Science*, 59(2) :365–369. [7](#), [63](#), [67](#), [121](#)
- Madureira, L. S., Everson, I., and Murphy, E. J. (1993). Interpretation of acoustic data at two frequencies to discriminate between Antarctic krill ( *Euphausia superba* Dana) and other scatterers. *Journal of Plankton Research*, 15(7) :787–802. [23](#)
- Mair, A. M., Fernandes, P. G., Lebourges-Dhaussy, A., and Brierley, A. S. (2005). An investigation into the zooplankton composition of a prominent 38-kHz scattering layer in the North Sea. *Journal of Plankton Research*, 27(7) :623–633. [25](#), [26](#), [35](#), [61](#), [78](#), [113](#), [143](#), [152](#), [191](#)
- Mapstone, G. M. (2014). Global Diversity and Review of Siphonophorae (Cnidaria : Hydrozoa). *PLoS ONE*, 9(2) :e87737. [25](#), [113](#)
- Marshall, N. B. (1960). *Swimbladder Structure of Deep-sea Fishes in Relation to Their Systematics and Biology*, volume 31 of *Discovery reports*. University Press, 1960, national institute of oceanography edition. [79](#)
- Martin Traykovski, L. V. (1998). Model-Based Covariance Mean Variance Classification Techniques : Algorithm Development and Application to the Acoustic Classification of Zooplankton. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, 23(4) :344–364. [12](#), [20](#)
- McClatchie, S. and Coombs, R. (2005). Low target strength fish in mixed species assemblages : the case of orange roughy. *Fisheries Research*, 72(2-3) :185–192. [24](#)
- McLachlan, G. and Krishnan, T. (2007). *The EM algorithm and extensions*, volume 382. John Wiley & Sons. [70](#)
- Medwin, H. and Clay, C. S. (1997). *Fundamentals of acoustical oceanography*. Academic press. [16](#)
- Mills, C. (1995). Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 52(3-4) :575–581. [142](#), [150](#), [152](#)

- Mills, C. E. (2001). Jellyfish blooms : are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, 451(1-3) :55–68. [153](#)
- Morton, J. (1954). The biology of *Limacina retroversa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 33(02) :297–312. [141](#)
- Munk, P. and Nielsen, J. G. (2005). *Eggs and larvae of North Sea fishes*. *Biofolia*. [13](#), [207](#)
- Nichols, J. and Thompson, A. (1991). Mesh selection of copepodite and nauplius stages of four calanoid copepod species. *Journal of Plankton Research*, 13(3) :661–671. [23](#)
- Ohman, M. D., Davis, R. E., Sherman, J. T., Grindley, K. R., Whitmore, B. M., Nickels, C. F., and Ellen, J. S. (2019). *Zooglider : An autonomous vehicle for optical and acoustic sensing of zooplankton : Autonomous Zooglider*. *Limnology and Oceanography : Methods*, 17(1) :69–86. [153](#)
- Ona, E., Barange, M., Everson, I., Holliday, D. V., Kloser, R. J., Miller, D., Reynisson, P., Rudstam, L., and Traynor, J. (1999). Methodology for target strength measurements. *ICES Cooperative research report*, 235 :59. [42](#)
- Pagès, F. and Madin, L. P. (2010). Siphonophores eat fish larger than their stomachs. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 57(24-26) :2248–2250. [150](#)
- Pakhomov, E. and Yamamura, O. (2010). Report of the advisory panel on micronekton sampling inter-calibration experiment. Technical Report 38, PICES, Canada. [23](#), [25](#)
- Pauly, D., Graham, W., Libralato, S., Morissette, L., and Deng Palomares, M. L. (2009). Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. *Hydrobiologia*, 616(1) :67–85. [150](#), [151](#)
- Peña, M. (2018a). Mesopelagic fish avoidance from the vessel dynamic positioning system. *ICES Journal of Marine Science*. [116](#)
- Peña, M. (2018b). Robust clustering methodology for multi-frequency acoustic data : A review of standardization, initialization and cluster geometry. *Fisheries Research*, 200 :49–60. [23](#), [70](#), [98](#), [139](#)
- Peña, M., Olivar, M. P., Balbín, R., López-Jurado, J. L., Iglesias, M., Miquel, J., and Jech, J. M. (2014). Acoustic detection of mesopelagic fishes in scattering layers of the Balearic Sea (western Mediterranean). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(8) :1186–1197. [21](#), [25](#), [35](#), [191](#)
- Pesant, S., Not, F., Picheral, M., Kandels-Lewis, S., Le Bescot, N., Gorsky, G., Iudicone, D., Karsenti, E., Speich, S., Troublé, R., and others (2015). Open science resources for the discovery and analysis of Tara Oceans data. *Scientific data*, 2 :150023. [113](#)

- Pilcher, M., Colin, S., and Irisson, J.-O. (2017). EcoTaxa, a tool for the taxonomic classification of images. [66](#)
- Proud, R., Cox, M. J., and Brierley, A. S. (2017). Biogeography of the Global Ocean's Mesopelagic Zone. *Current Biology*, 27(1) :113–119. [21](#)
- Proud, R., Handegard, N. O., Kloser, R. J., Cox, M. J., Brierley, A. S., and Handling editor : David Demer (2018). From siphonophores to deep scattering layers : uncertainty ranges for the estimation of global mesopelagic fish biomass. *ICES Journal of Marine Science*. [24](#), [25](#), [61](#), [62](#), [113](#), [148](#), [149](#), [152](#)
- Pugh, P. (1975). The distribution of siphonophores in a transect across the North Atlantic Ocean at 32 N. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 20(1) :77–97. [80](#), [113](#)
- Pugh, P. (1984). The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 7. Siphonophores. *Progress in Oceanography*, 13(3-4) :461–489. [113](#)
- Pugh, P. (1989). Gelatinous zooplankton-the forgotten fauna. *Progress in Underwater Science*, 14 :67–78. [25](#), [113](#), [150](#), [153](#)
- Pugh, P. R. (1999). Siphonophorae. In *South Atlantic Zooplankton*, pages 467–511. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, edited by d. boltovskoy edition. [25](#), [151](#)
- Reid, P., Colebrook, J., Matthews, J., and Aiken, J. (2003). The Continuous Plankton Recorder : concepts and history, from Plankton Indicator to undulating recorders. *Progress in Oceanography*, 58(2-4) :117–173. [113](#)
- Remond, B. (2015). *Les couches diffusantes du golfe de Gascogne : caractérisation acoustique, composition spécifique et distribution spatiale*. PhD Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Institut Français pour l'Exploitation de la MER (IFREMER), Unité Ecologie et Modèles pour l'Halieutiques (EMH). [16](#), [23](#), [25](#), [30](#), [31](#), [32](#), [35](#), [41](#), [53](#), [54](#), [57](#), [62](#), [80](#), [147](#), [150](#), [191](#)
- Ripley, B. (2002). *Modern applied statistics with S*. Statistics and Computing. Springer, New York, 4th edition. [120](#)
- Ripley, B. D. (2007). *Pattern recognition and neural networks*. Cambridge university press. [120](#)
- Robison, B. H. (2004). Deep pelagic biology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300(1-2) :253–272. [24](#), [113](#), [147](#), [150](#)

- Robison, B. H., Reisenbichler, K. R., Sherlock, R. E., Silguero, J. M., and Chavez, F. P. (1998). Seasonal abundance of the siphonophore, *Nanomia bijuga*, in Monterey Bay. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45(8-9) :1741–1751. [142](#)
- Rogers, C., Biggs, D., and Cooper, R. (1978). Aggregation of the siphonophore *Nanomia cara* the Gulf of Maine : observations from a submersible. *Fish. Bull*, 76 :281–284. [113](#), [142](#), [150](#)
- Romagnan, J. B. (2013). *Les communautés planctoniques des bactéries au macroplancton : dynamique temporelle en Mer Ligure et distribution dans l'océan global lors de l'expédition Tara Oceans. -Approche holistique par imagerie-*. PhD thesis, Université de Nice Sophia-Antipolis, Nice, France. [120](#), [141](#)
- Romagnan, J.-B., Legendre, L., Guidi, L., Jamet, J.-L., Jamet, D., Mousseau, L., Pedrotti, M.-L., Picheral, M., Gorsky, G., Sardet, C., and Stemmann, L. (2015). Comprehensive Model of Annual Plankton Succession Based on the Whole-Plankton Time Series Approach. *PLOS ONE*, 10(3) :e0119219. [141](#)
- Ross, T., Keister, J. E., and Lara-Lopez, A. (2013). On the use of high-frequency broadband sonar to classify biological scattering layers from a cabled observatory in Saanich Inlet, British Columbia. *Methods in Oceanography*, 5 :19–38. [20](#)
- Røttingen, I. (1976). On the relation between echo intensity and fish density. *Fiskeridirektoratets havforskningsinstitutt*, 16(9) :301–314. [182](#)
- Sameoto, D. (1983). Micronekton sampling using a new multiple-net sampler, the BIO-NESS, in conjunction with a 120 kHz sounder. *Biological Oceanography*, 2(2-4) :179–198. [25](#), [31](#), [78](#), [192](#)
- Schmidt, J. (1906). On the larval and post-larval development of the Argentines (*Argentina silus* (Ascan.) and *Argentina sphyraena* (Linné)) with some notes on *Mallotus villosus* (O. F. Müller). In *MEDDLELSER FRA KOMMISSIONEN FOR HAVUNDERSOGELSER*, volume 2 of *FISKERI*, page 20. [71](#), [79](#)
- Scoulding, B., Chu, D., Ona, E., and Fernandes, P. G. (2015). Target strengths of two abundant mesopelagic fish species. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 137(2) :989–1000. [16](#), [21](#), [69](#)
- Selivanovsky, D., Stunzhas, P., and Didenkulov, I. N. (1996). Acoustical investigation of phytoplankton. *ICES Journal of Marine Science*, 53(2) :313–316. [26](#), [54](#)
- Sieburth, J. M., Smetacek, V., and Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure : Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and Oceanography*, 23(6) :1256–1263. [21](#), [22](#), [61](#), [208](#)



- Simmonds, E. and Armstrong, F. (1990). A wideband echosounder : measurements on cod, saithe, herring, and mackerel from 27 to 54 kHz. *ICES (International Council for the Exploration of the Sea) Cooperative Research Report*, 189 :381–387. [19](#)
- Simmonds, E. J. and MacLennan, D. N. (2005). *Fisheries acoustics : theory and practice*. Number 10 in Fish and aquatic resources series. Blackwell Science, Oxford; Ames, Iowa, 2 edition. [4](#), [8](#), [9](#), [18](#), [19](#), [177](#), [178](#), [181](#), [185](#), [186](#), [187](#), [188](#), [207](#), [213](#)
- Soule, M., Barange, M., Solli, H., and Hampton, I. (1997). Performance of a new phase algorithm for discriminating between single and overlapping echoes in a split-beam echosounder. *ICES Journal of Marine Science*, 54(5) :934–938. [42](#)
- Sourisseau, M. and Carlotti, F. (2006). Spatial distribution of zooplankton size spectra on the French continental shelf of the Bay of Biscay during spring 2000 and 2001. *Journal of Geophysical Research*, 111(C5). [113](#)
- Stanton, T. and Chu, D. (2000). Review and recommendations for the modelling of acoustic scattering by fluid-like elongated zooplankton : euphausiids and copepods. *ICES Journal of Marine Science*, 57(4) :793–807. [12](#), [74](#)
- Stanton, T., Chu, D., and Wiebe, P. H. (1996). Acoustic scattering characteristics of several zooplankton groups. *ICES Journal of Marine Science*, 53(2) :289–295. [10](#)
- Stanton, T., Wiebe, P. H., Chu, D., Benfield, M. C., Scalon, L., Martin, L. V., and Eastwood, R. L. (1994). On acoustic estimates of zooplankton biomass. *ICES Journal of Marine Science*, 51(4) :505–512. [10](#), [14](#), [24](#), [35](#), [61](#), [68](#), [69](#), [113](#)
- Stanton, T. K. (1983). Multiple scattering with applications to fish-echo processing. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 73(4) :1164. [182](#)
- Stanton, T. K. (1988). Sound scattering by cylinders of finite length. I. Fluid cylinders. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 83(1) :55. [12](#)
- Stanton, T. K. (1989a). Simple approximate formulas for backscattering of sound by spherical and elongated objects. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 86(4) :1499. [16](#)
- Stanton, T. K. (1989b). Sound scattering by cylinders of finite length. III. Deformed cylinders. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 86(2) :691. [12](#)
- Stanton, T. K. (2012). 30 years of advances in active bioacoustics : A personal perspective. *Methods in Oceanography*, 1-2 :49–77. [17](#), [19](#)

- Stanton, T. K., Chu, D., Jech, J. M., and Irish, J. D. (2010). New broadband methods for resonance classification and high-resolution imagery of fish with swimbladders using a modified commercial broadband echosounder. *ICES Journal of Marine Science*, 67(2) :365–378. [19](#), [62](#)
- Stanton, T. K., Chu, D., and Wiebe, P. H. (1998a). Sound scattering by several zooplankton groups. II. Scattering models. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103(1) :236. [14](#), [20](#)
- Stanton, T. K., Chu, D., Wiebe, P. H., and Clay, C. S. (1993a). Average echoes from randomly oriented random-length finite cylinders : Zooplankton models. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 94(6) :3463. [12](#)
- Stanton, T. K., Chu, D., Wiebe, P. H., Eastwood, R. L., and Warren, J. D. (2000). Acoustic scattering by benthic and planktonic shelled animals. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 108(2) :535. [14](#)
- Stanton, T. K., Chu, D., Wiebe, P. H., Martin, L. V., and Eastwood, R. L. (1998b). Sound scattering by several zooplankton groups. I. Experimental determination of dominant scattering mechanisms. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103(1) :225. [10](#)
- Stanton, T. K., Clay, C. S., and Chu, D. (1993b). Ray representation of sound scattering by weakly scattering deformed fluid cylinders : Simple physics and application to zooplankton. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 94(6) :3454. [12](#)
- Stanton, T. K., Sellers, C. J., and Jech, J. M. (2012). Resonance classification of mixed assemblages of fish with swimbladders using a modified commercial broadband acoustic echosounder at 1–6 kHz. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(5) :854–868. [19](#), [54](#), [61](#), [113](#)
- Steele, J. H. (1978). *Spatial pattern in plankton communities*, volume 3. Springer Science & Business Media. [113](#)
- Sund, O. (1935). Echo Sounding in Fishery Research. *Nature*, 135(3423) :953–953. [17](#)
- Tont, S. A. (1976). Deep scattering layers : patterns in the Pacific. *Calif Coop Ocean Fish Investig Rep*, 18 :112–117. [21](#), [61](#)
- Trenkel, V., Ressler, P., Jech, M., Giannoulaki, M., and Taylor, C. (2011). Underwater acoustics for ecosystem-based management : state of the science and proposals for ecosystem indicators. *Marine Ecology Progress Series*, 442 :285–301. [4](#)
- Trenkel, V. M. and Berger, L. (2013). A fisheries acoustic multi-frequency indicator to inform on large scale spatial patterns of aquatic pelagic ecosystems. *Ecological Indicators*, 30 :72–79. [30](#), [57](#), [62](#), [80](#), [147](#), [150](#)



- Trenkel, V. M., Berger, L., Bourguignon, S., Doray, M., Fablet, R., Massé, J., Mazauric, V., Poncelet, C., Quemener, G., Scalabrin, C., and Villalobos, H. (2009). Overview of recent progress in fisheries acoustics made by Ifremer with examples from the Bay of Biscay. *Aquatic Living Resources*, 22(4) :433–445. [42](#)
- Trevorrow, M. V., Mackas, D. L., and Benfield, M. C. (2005). Comparison of multifrequency acoustic and *in situ* measurements of zooplankton abundances in Knight Inlet, British Columbia. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 117(6) :3574–3588. [142](#)
- Warren, J. (2001). In situ measurements of acoustic target strengths of gas-bearing siphonophores. *ICES Journal of Marine Science*, 58(4) :740–749. [113](#), [142](#), [152](#)
- Weston, D. E. (1967). Sound propagation in the presence of bladder fish. *Underwater acoustics*, 2 :55–88. [16](#)
- Wiebe, P. and Benfield, M. (2001). Zooplankton Sampling With Nets And Trawls. In *Encyclopedia of Ocean Sciences*, pages 3237–3253. Elsevier. [113](#)
- Wiebe, P., Morton, A., Bradley, A., Backus, R., Craddock, J., Barber, V., Cowles, T., and Flierl, G. d. . (1985). New development in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Marine Biology*, 87(3) :313–323. [25](#), [192](#)
- Wiebe, P., Stanton, T., Benfield, M., Mountain, D., and Greene, C. (1997). High-frequency acoustic volume backscattering in the Georges Bank coastal region and its interpretation using scattering models. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, 22(3) :445–464. [191](#), [192](#)
- Wiebe, P. H., Allison, D., Kennedy, M., and Moncoiffe, G. (2015). A vocabulary for the configuration of net tows for collecting plankton and micronekton. *Journal of Plankton Research*, 37(1) :21–27. [66](#)
- Wiebe, P. H., Chu, D., Kaartvedt, S., Hundt, A., Melle, W., Ona, E., and Batta-Lona, P. (2010). The acoustic properties of *Salpa thompsoni*. *ICES Journal of Marine Science*, 67(3) :583–593. [12](#), [44](#), [53](#)
- Williams, B. K. (1983). Some observations of the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology*, 64(5) :1283–1291. [120](#)
- Ye, Z. (1997). Low-frequency acoustic scattering by gas-filled prolate spheroids in liquids. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 101(4) :1945–1952. [16](#), [17](#), [69](#), [79](#), [121](#)
- Zakharia, M. E., Magand, F., Hetroit, F., and Diner, N. (1996). Wideband sounder for fish species identification at sea. *ICES Journal of Marine Science*, 53(2) :203–208. [19](#)



# Annexes

*"- Et vous, dis-je avec une infantile impertinence, vous ne commettez jamais d'erreurs ?*

*- Souvent, répondit-il. Mais au lieu d'en concevoir une seule, j'en imagine beaucoup, ainsi je ne deviens l'esclave d'aucune."*

*- Umberto Eco, Le nom de la rose*



# Annexe A

## Physique de l'acoustique halieutique

Nous décrivons dans la partie suivante les bases physiques de l'acoustique halieutique à partir des ouvrages de [Diner and Marchand \(1995\)](#), [Simmonds and MacLennan \(2005\)](#) et [Lurton \(2010\)](#).

### A.1 Propagation d'une onde sonore sous-marine

Un son est une perturbation des particules d'un milieu élastique. Le déplacement du son entraîne des variations locales de pressions dans ce milieu, correspondant à une succession de compression et d'expansion (figure [A.1](#)). Cette perturbation est généralement transmise au milieu par une surface vibrante (corde, membrane d'un tambour, transducteur...).

Une onde sinusoïdale continue est une manière simplifiée de décrire un son. Dans la pratique, un son prend des formes bien plus complexes, où l'amplitude est fonction du temps. Néanmoins, toutes les ondes sonores peuvent être considérées comme une combinaison d'ondes continues sinusoïdales.

Une onde sonore est caractérisée, dans un milieu donné, par sa durée ( $\tau$ , en  $s$ ), sa fréquence ( $f$ , en Hertz), sa longueur d'onde ( $\lambda$ , en  $m$ ), son intensité ( $I$ , en  $W.m^{-2}$ ), sa célérité ( $c$ , en  $m.s^{-1}$ ) et sa directivité.

La célérité permet de faire le lien entre la fréquence et la longueur d'onde dans un milieu donné :  $c = \lambda * f$

la célérité du son est approximativement  $330m.s^{-1}$  dans l'air et varie entre 1450 et  $1550 m.s^{-1}$  dans l'eau, en fonction de la température, de la salinité et de la pression.

On obtient une approximation satisfaisante de la vitesse du son dans l'eau grâce à la formule empirique :

$$c = 1449.2 + 3.5T + (S - 35.00) + 0.18z \tag{A.1}$$

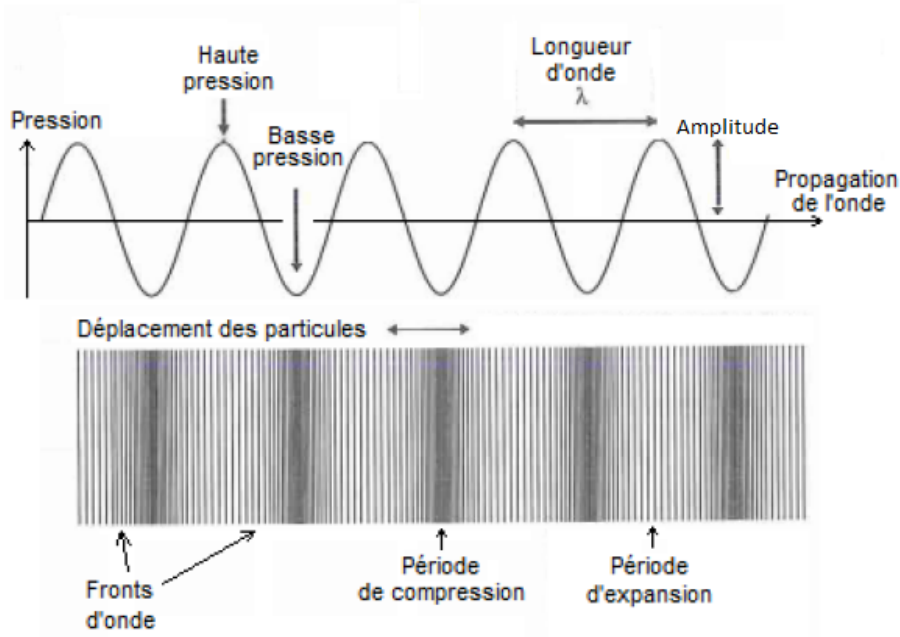


FIGURE A.1 – Propagation unidirectionnelle d'une onde acoustique sinusoïdale, schémas d'après [Simmonds and MacLennan \(2005\)](#)

Avec  $T^\circ$  la température de l'eau (en  $C^\circ$ ),  $S$  la salinité (en  $g.kg^{-1}$ ) et  $z$  la profondeur (en mètres).

Un milieu est de plus caractérisé par son **impédance**  $Z$ , qui peut être décrite comme la "résistance" du milieu au passage de l'onde. Dans le cas d'une onde plane (c'est-à-dire à grande distance de la source d'émission), on peut exprimer l'impédance comme :

$$Z = \rho * c \quad (A.2)$$

### A.1.1 Transmission de l'énergie

L'énergie d'une onde acoustique est transmise sous forme d'une variation de pression, ainsi l'énergie totale d'une onde sonore est proportionnelle au carré de la variation de pression reçue par le récepteur. Elle est représentée sous forme d'une intensité (énergie par unité de surface)  $I$ , mesurée en  $W.m^{-2}$ .  $I$  est défini comme étant le flux moyen d'énergie qui traverse une surface unitaire perpendiculaire à la direction de propagation de l'onde acoustique :

$$I = P^2 / \rho * c \quad (A.3)$$

Du fait de la propagation sphérique d'une onde sonore, les niveaux d'intensités émis et reçus peuvent varier de plusieurs ordres de grandeur. Compte tenu de ces écarts importants, l'intensité est généralement exprimée en décibel ( $dB$ ), une unité qui correspond à

une mesure logarithmique du ratio de l'intensité acoustique par rapport à une intensité de référence  $I_0$ . Dans le cas d'une onde plane, cela donne un ratio de :

$$r_{dB} = 10 * \log_{10}(I/I_0) = 20 \log_{10}(\Delta P/P_0) \quad (A.4)$$

Avec  $I_0$  l'intensité de référence, correspondante, en acoustique sous-marine, à une pression de  $P_0 = 1 \mu Pa$ . En acoustique aérienne,  $I_0$  correspond au seuil de sensibilité de l'oreille humaine  $I_0 = 10^{-12} W/m^2$  (en acoustique sous-marine  $I_0 = 6,51 * 10^{-19} W/m^2$ ).

### A.1.2 Notion de cible

Lorsqu'une onde acoustique rencontre une variation d'impédance dans la colonne d'eau, une partie de l'énergie incidente est dispersée et génère des ondes secondaires. Parmi ces ondes diffusées, certaines reviennent à la source.

On appelle l'énergie retournant à la source l'énergie *rétro-diffusée*, ou énergie de l'écho.

On appelle "cible" n'importe quel objet présentant une impédance acoustique différente de celle du milieu environnant. Plus la différence d'impédance entre la cible et le milieu est importante, plus la réflexion est forte. L'impédance dépend de la densité de l'objet traversé, ainsi les matériaux plus denses (roche, acier...) et moins denses (air...) que l'eau sont de bons réflecteurs.

C'est le ratio entre l'intensité émise (transmise par le transducteur,  $I_1$ ) et celle réfléchiée par une ou plusieurs cibles ( $I_2$ ) qui est mesurée par les outils acoustiques.

## A.2 Fonctionnement d'un sondeur

Un sondeur est un dispositif acoustique actif, constitué d'un émetteur et d'un récepteur relié à un transducteur (par opposition à un système passif, qui ne contient pas d'émetteur). L'émetteur envoie une courte impulsion électrique, qui sera transmise sous forme d'impulsion sonore (d'une durée  $\tau$ ) au milieu par le transducteur<sup>1</sup>.

L'écho de cette impulsion par une cible est capté par le transducteur qui effectue l'opération inverse et transmet l'écho sous forme d'impulsion électrique au récepteur. Le temps écoulé entre l'émission et la réception permet d'obtenir sa distance au transducteur (selon la formule  $R = c * t/2$ , où  $t$  est la durée entre l'émission et la réception de l'écho); l'intensité de l'écho va renseigner sur la réflectivité de la où des cibles rencontrées. L'ensemble onde émise, onde reçue est appelé "ping", l'intervalle entre les pings,

---

1. Le transducteur convertit l'énergie électrique en énergie acoustique et inversement. C'est le principal élément d'un sondeur, l'interface entre le navire et le milieu.

appelé "cadence de tir", définit le nombre d'impulsions par unité de temps.

L'impulsion n'est pas émise avec la même intensité dans toutes les directions de l'espace. Pour les transducteurs utilisés en acoustique, il existe un lobe principal d'émission et plusieurs lobes secondaires, le lobe principal concentrant la majorité de l'énergie émise (Figure A.2). Les transducteurs utilisés en acoustique halieutique sont optimisés pour que la grande majorité de l'énergie soit contenue dans le faisceau principal.

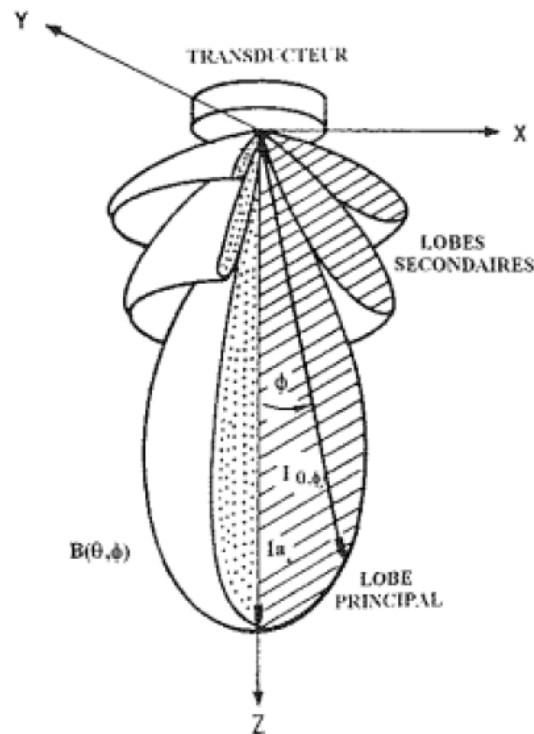


FIGURE A.2 – Diagramme de directivité du faisceau acoustique d'un sondeur halieutique, d'après [Diner and Marchand \(1995\)](#)

L'intégralité du volume insonnifié par un ping s'appelle le **faisceau du sondeur**, il s'agit de l'ensemble du diagramme de directivité (Figure A.2), incorporant les lobes secondaires. L'intégral de cette fonction de directivité en 2D est représenté par l'angle d'**ouverture du faisceau**  $\Psi$ . Celui-ci correspond à l'angle solide pour lequel on obtient une atténuation au maximum de 3dB par rapport à l'émission axiale. Cet angle est fonction de la taille du transducteur et de la fréquence.

Deux cibles situées dans le même **volume de confusion** (ou volume échantillonné)  $V_0$  ne sont pas distinguables. Ce volume est défini par :

$$V_0 = c * \tau * \Psi * R^2 / 2 \quad (\text{A.5})$$

Celui-ci contient toutes les cibles détectées à un moment T donné.



### A.3 Rétro-diffusion d'une onde acoustique

On peut déterminer la réponse acoustique d'une cible à partir du ratio entre l'énergie de l'onde incidente et celle de l'écho de celle-ci, corrigé par la distance à la cible. La réponse d'une cible est exprimée en termes de surface réfléchissante équivalente ("backscattering cross section"  $\sigma_{bs}$ , en  $m^2$ ).

$$\sigma_{bs} = R^2 * I_2/I_1 \quad (A.6)$$

Avec  $R$  distance de la cible au transducteur,  $I_1$  l'intensité de l'onde incidente et  $I_2$  l'intensité de l'écho.

Comme beaucoup d'unités acoustiques, on utilise généralement son équivalent en échelle logarithme, le  $TS$  mesuré en  $dB$  :

$$TS = 10 * \log_{10}(\sigma_{bs}) \quad (A.7)$$

#### A.3.1 Réponse acoustique volumique

Il est rare de n'avoir qu'une cible dans le volume échantillonné par le sondeur. La plupart du temps, les sondeurs interprètent l'énergie acoustique reçue comme étant la rétro-diffusion du volume insonifié, englobant un ensemble de cibles. La réponse acoustique d'un volume donné est exprimée en termes d'intensité acoustique volumique ("volume backscattering coefficient",  $s_v$ ). Lorsque les hypothèses **de la linéarité de la réponse acoustique** sont vérifiées, le  $s_v$  s'exprime comme étant la somme des  $\sigma_{bs}$  de toutes les cibles présentes dans le volume  $V_0$ .

$$s_v = \Sigma(\sigma_{bs})/V_0 \quad (A.8)$$

Le  $s_v$  est généralement exprimé sous forme de son équivalent en échelle logarithme, le  $S_v$ , mesuré en  $dB$  *re*  $1m^{-1}$  :

$$S_v = 10 * \log_{10}(s_v) \quad (A.9)$$

#### A.3.2 Principe de linéarité de la réponse acoustique

Considérant une agrégation de cibles insonifiées sur une période de temps de " $n$ " transmissions (ping) ; à chaque instant, le signal reçu est composé du chevauchement des échos des cibles présentes dans le volume échantillonné (Simmonds and MacLennan, 2005).

C'est-à-dire que pour " $N$ " cibles dans le volume échantillonné, le principe de linéarité suppose que la valeur de l'énergie de l'écho des " $N$ " cibles est égale à la somme de

l'énergie des échos de chacune des "N" cibles prises indépendamment (Foote, 1983).

Dans le cas de cibles aux propriétés acoustiques équivalentes, un ensemble de "N" cibles dans un volume donné produit ainsi un signal N fois plus intense.

$$\overline{S}_v = \overline{TS} + 10 \log_{10}(N) \quad (A.10)$$

Le principe de linéarité suppose que plusieurs hypothèses soient vérifiées :

- L'espacement minimum entre deux cibles doit être grand par rapport à la longueur d'onde (Stanton, 1983)
- Les cibles doivent être distribuées de façon aléatoire dans le faisceau
- L'extinction de l'onde sonore doit être négligeable (dans le cas d'agrégation de forte densité, les cibles les plus proches du sondeur vont atténuer l'écho des cibles les plus éloignées) (Røttingen, 1976; Foote, 1978).
- La diffusion multiple dans l'agrégation doit être négligeable (dans le cas d'agrégation de forte densité, les ondes rétro-diffusées peuvent être diffusées à leur tour, causant des échos du second ordre et plus) (Stanton, 1983).

### A.3.3 Écho-intégration

C'est le principe de linéarité qui permet de dénombrer par acoustique les organismes sous-marins par *écho-intégration* du signal acoustique : que ce soit pour les évaluations de stock, ou pour la caractérisation des cibles en fonction de leur réponse fréquentielle. L'écho-intégration est un moyen simple de résumer l'information acoustique d'un volume important. Celle-ci se fait simplement par accumulation des réponses acoustiques sur la zone donnée, délimitée verticalement par des bornes basées sur la surface ou le fond, et horizontalement par l'unité d'échantillonnage élémentaire (ESU, Elementary Sampling Unit), qui peut être décomptée en temps, distance, nombre de pings... Ainsi pour chaque couche délimitée, une valeur d'énergie acoustique est obtenue par ESU (ou cellule d'écho-intégration).

Cette valeur d'énergie acoustique peut être calculée comme l'intégrale de  $s_v$  calculée pour une couche de profondeur délimitée par les profondeurs  $z_1$  et  $z_2$ , l'indice de réflexion surfacique  $s_a$  ("area backscattering coefficient") :

$$s_a = \int_{z_1}^{z_2} s_v dz \quad (A.11)$$

Le  $s_A$  est l'expression du  $s_a$  pour un ESU d'un mille nautique carré (ou NASC : "Nautical Area Scattering Coefficient") en  $m^2 \cdot mn^{-2}$  :

$$s_A = 4\pi(1852)^2 * s_a \quad (\text{A.12})$$

### A.3.4 Échogrammes

En acoustique halieutique, on représente la colonne d'eau insonifiée sous forme d'un *échogramme* (figure A.3). Celui-ci correspond à la représentation graphique du  $S_v$  en fonction de la distance au transducteur. L'intensité acoustique suit une palette de couleur donnée, ici du rouge (échos puissants) au bleu (échos faibles). L'axe des ordonnées correspond à la distance au transducteur, tandis que l'axe des abscisses correspond au temps dans le cas d'une station fixe, ou à une distance/un temps dans le cas d'un bateau en mouvement.

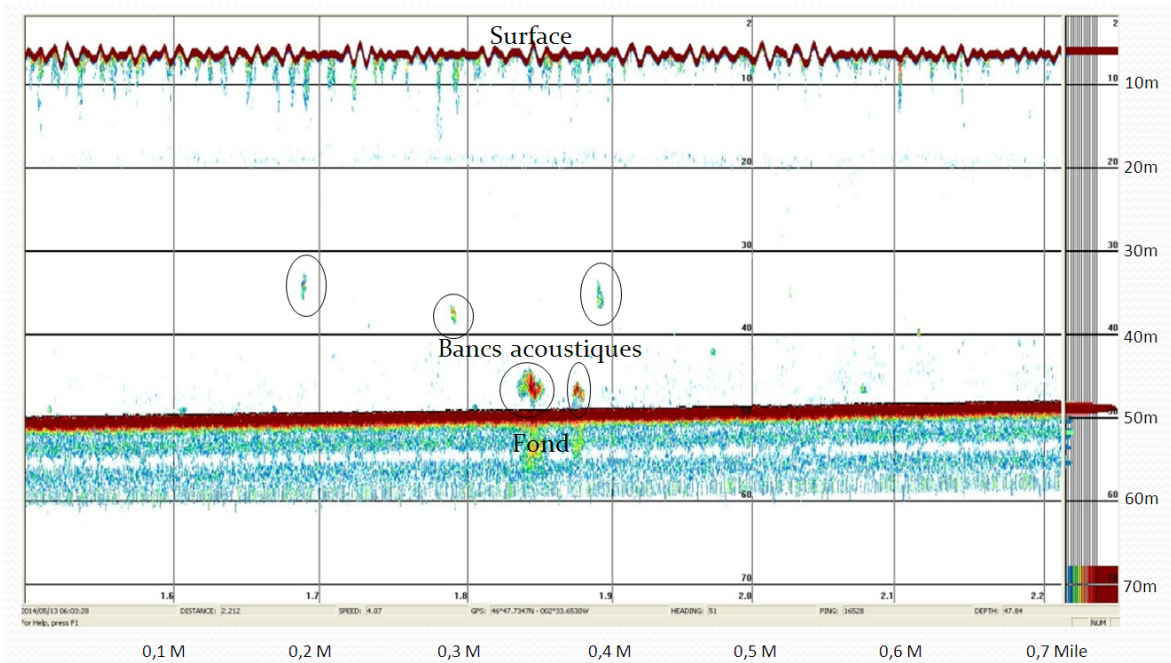


FIGURE A.3 – Échogramme (PELGAS 2014) à 120kHz représentant la colonne d'eau, chaque pixel de l'image correspondant à un échantillon acoustique. On observe, le fond et la zone aveugle du sondeur, représentés par la ligne rouge sombre respectivement en haut et en bas de la figure. On observe de plus des bancs de poissons, de densités variables (allant de bleu à rouge) dans la colonne d'eau.

## A.4 Portée et précision du signal

Le faisceau principal du sondeur s'évase en cône en s'éloignant du transducteur, ainsi plus le faisceau s'éloigne du transducteur plus le volume insonifié est grand. Même en négligeant la potentielle absorption de l'énergie acoustique par le milieu, l'intensité acoustique diminue par dispersion avec l'augmentation du volume insonifié par l'onde, sui-

vant, à partir d'une certaine distance au transducteur, une loi de décroissance géométrique par rapport à la distance au sondeur R.

$$I = I_1 / R^2 \quad (\text{A.13})$$

Avec  $I_1$  l'intensité initiale.

Cette perte d'intensité est compensée par l'application d'un gain proportionnel à la distance du transducteur au signal reçu (le TGV : *Time Variable Gain*).

Immédiatement à proximité du transducteur, les fronts d'onde ne sont pas parallèles et interfèrent entre eux, faussant la relation entre intensité du signal et distance au transducteur. Ce phénomène implique une zone où le signal est difficilement interprétable dans *le champ proche*, de quelques dizaines de centimètre à quelques mètres en fonction du transducteur utilisé (autour de 1 à 2 mètres pour les sondeurs de la Thalassa). Ce n'est qu'à partir du moment où le faisceau est complètement formé (dans le champ lointain) que les fronts d'onde deviennent parallèles. La relation entre intensité de l'écho et distance au transducteur devient ainsi linéaire et permet une interprétation.

En plus de la perte d'intensité par dispersion, une partie de l'énergie acoustique est absorbée par le milieu au fil de sa propagation (convertie en chaleur). Les signaux haute fréquence induisant des déplacements de particules à des vitesses plus élevées que les signaux basse fréquence, l'absorption est ainsi bien plus forte pour les hautes fréquences, limitant grandement leur portée.

L'écho des cibles entre en compétition avec deux autres sources de sons :

**la réverbération** : consiste en l'écho parasite de cibles non souhaitées et dépend du référentiel (planctons lorsque l'on étudie le poisson et inversement, double écho de fond...)

**le bruit ambiant** : son non souhaité présent dans le milieu, mais indépendant de la transmission de l'échosondeur. Exemple de source possible de bruit :

- Physique : vent, vagues, turbulences
- Biologique : sons et mouvements animaux
- Artificiel : Bruits du bateau (machinerie, écoulement de l'eau sous la coque...), bruits internes à l'équipement acoustique (mauvaise isolation électrique, bruit thermique...), autres équipements acoustiques (interférences acoustiques)

Pour une configuration de sondeur donnée, on parle de ratio signal-bruit ("signal-to-noise ratio", SNR) pour quantifier l'effet du bruit sur les performances du sondeur. Le SNR

correspond au ratio des contributions en puissance du signal attendu et du bruit.

$$\text{SNR}_p = \frac{E}{n_0 * B * T} \quad (\text{A.14})$$

Avec E l'énergie du signal reçu,  $n_0$  le niveau de bruit ambiant moyen, T la période du signal, et B la taille de la bande en fréquence.

Plus le niveau de bruit reçu est faible, plus le SNR sera élevé. Minimiser le bruit permet de d'augmenter le SNR et ainsi améliorer la portée du sondeur de manière significative.

## A.5 Réponse fréquentielle d'une cible

La rétro-diffusion d'une onde par une cible dépend principalement de la taille de la cible L et de la longueur d'onde  $\lambda$  de l'onde incidente. On représente généralement la réponse d'une cible en fonction du terme sans dimension  $ka$  avec  $a$  le rayon d'une sphère d'un volume équivalent à celui de la cible et  $k$  le "nombre d'onde" :  $k = 2\pi * f/c$ .

**$L \ll \lambda$  : Régime de Rayleigh** Si la taille d'une cible est très faible par rapport à la longueur d'onde ( $L \ll \lambda$  ou  $ka \ll 1$ ), toute la cible est insonifiée avec la même pression sonore. L'onde rétro-diffusée est transmise dans toutes les directions autour de la cible (voir figure A.4). C'est la loi de diffusion dite de *Rayleigh*.

Dans ce régime de diffusion, l'énergie de l'écho est très dépendante de la fréquence (voir régime de Rayleigh de la Figure A.6) et est déterminée par le volume de la cible, plutôt que sa forme.

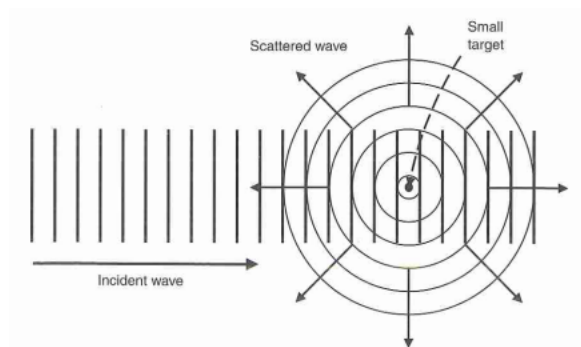


FIGURE A.4 – Retro-diffusion d'une petite cible par rapport à  $\lambda$ , l'écho se propage dans toutes les directions autour de la cible, d'après [Simmonds and MacLennan \(2005\)](#).

**$L \gg \lambda$  : géométrique** Lorsque la cible est de taille nettement supérieure à celle de la longueur d'onde ( $L \gg \lambda$  ou  $ka \gg 1$ ), seule une portion de l'objet est insonifiée. L'onde

est retro-diffusée par la surface de la cible plutôt que par son volume. Si la surface est lisse, l'écho présente un angle de réflexion égale à l'angle d'incidence (voir figure A.5). L'énergie de l'écho ne dépend plus directement de la fréquence, mais de la taille et de la forme de la cible. On parle de diffusion géométrique (car elle suit les lois de l'acoustique géométrique).

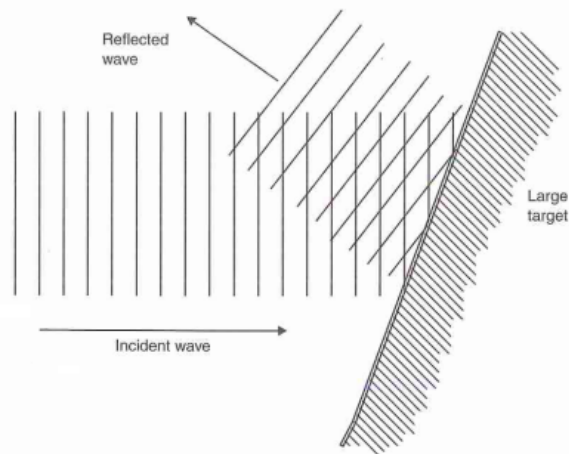


FIGURE A.5 – Retro-diffusion d'une grande cible par rapport à  $\lambda$ . L'écho correspond à la réflexion de l'onde incidente par la surface de la cible, d'après [Simmonds and MacLennan \(2005\)](#).

En résumé, l'énergie rétro-diffusée par une cible de petite taille par rapport à la longueur d'onde augmente rapidement avec la fréquence. Pour des cibles plus grandes, la fréquence agit moins sur la diffusion de la cible que la morphologie ou l'orientation. Dans le cas des tailles intermédiaires ( $L$  du même ordre de grandeur que  $\lambda$ , ou  $ka \approx 1$ ), la diffusion dépend de la structure géométrique et des propriétés matérielles de la cible de façon plus compliquée, notamment au travers des phénomènes de résonances.

### A.5.1 Phénomène de résonance

Une résonance correspond à un changement très rapide de l'intensité de l'écho avec la fréquence, lorsque la cible est soumise à son mode d'oscillation propre (sa fréquence naturelle).

#### Cas des cibles gazeuses

Les cibles gazeuses génèrent une diffusion particulière de forte intensité correspondant à la résonance de la cible autour de sa fréquence propre (Figure A.6). Cette résonance fondamentale (ou résonance de Minnaert) est située dans la partie de Rayleigh du spectre de réponse fréquentielle de la bulle, c'est-à-dire à des longueurs d'onde très grande par rapport à la taille de la bulle. Cette résonance particulière est due à l'important contraste d'impédance entre la bulle et le milieu environnant ([Leroy, 2004](#)).

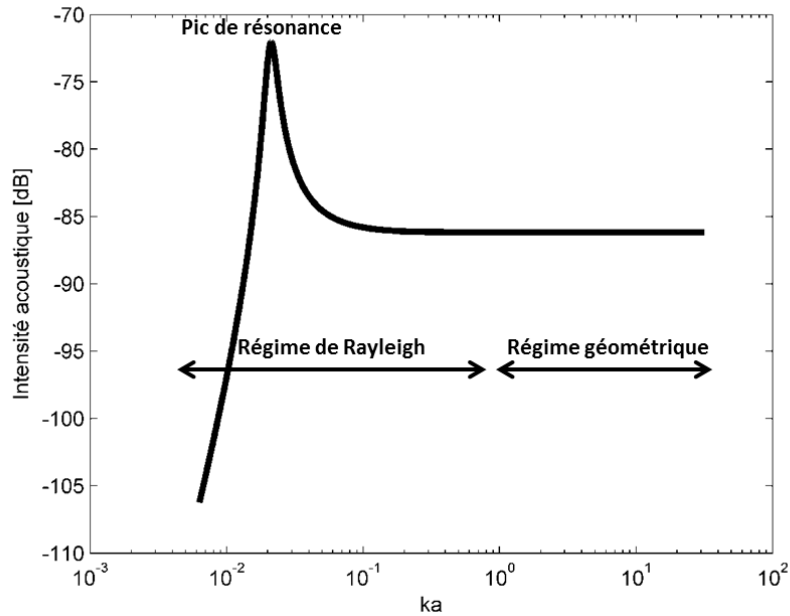


FIGURE A.6 – Target Strength (TS) d’une bulles d’air de 0.6 mm de diamètre à pression ambiante en fonction de l’indice  $ka$ , avec  $a$  le rayon d’une sphère d’un volume équivalent à celui de la cible et  $k$  le nombre d’onde :  $k = 2\pi * f/c$  d’après le modèle de bulle gazeuse décrit par Kloser et al. (2002)

### Cas des cibles solides

Les cibles solides sphériques génèrent aussi des comportements de résonance, ces comportements sont dus à la présence d’onde de cisaillement, spécifique aux cibles solides (Simmonds and MacLennan, 2005), (Figure A.7).

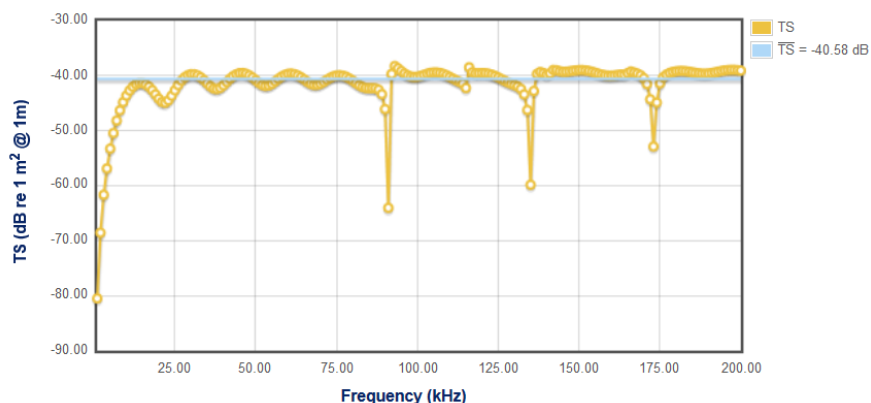


FIGURE A.7 – Target Strength (TS) d’une sphère de carbure de tungstène avec 6% de cobalt de 38.1mm de diamètre utilisé classiquement pour la calibration d’échosondeur

## A.6 Calibration

Dans le cas d'un sondeur scientifique, il est important que la mesure d'une cible soit reproductible, par différentes plateformes ou par la même plateforme pour différentes mesures. Pour cela, une calibration est effectuée à intervalle régulier sur les sondeurs. Cette calibration consiste à déplacer une bille métallique de réponse acoustique connue dans tout le faisceau acoustique et d'obtenir l'écart entre la réponse théorique et la réponse mesurée (Demer et al., 2015). Cet écart est ensuite corrigé sur toutes les mesures effectuées à l'aide du sondeur. Dans le cas des sondeurs halieutiques, cette calibration est hautement facilitée par la séparation du faisceau en cadran (sondeur dit "split-beam", Simmonds and MacLennan, 2005) qui permet de positionner de façon précise les cibles dans le faisceau du sondeur.

## A.7 Modulation d'un signal en fréquence

Nous considérons dans les paragraphes précédents que la fréquence du signal ( $f$ , le nombre d'oscillations par seconde) était constante pendant la durée de l'émission. On parle ainsi de signal émis en "bande étroite" ou en onde continue ("Continuous Wave", CW).

À la différence d'un signal émis en onde continue, un signal peut être modulé en fréquence ("Frequency Modulation", FM), c'est-à-dire que la fréquence du signal varie le long de son émission. Un signal dont la fréquence augmente ou diminue au cours du temps est appelé "Chirp".

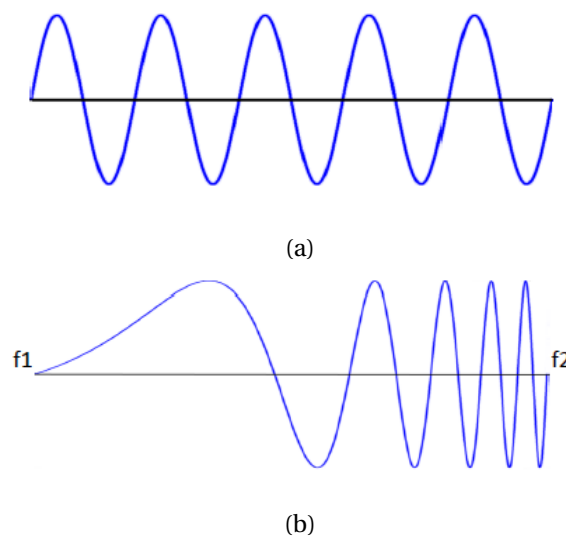


FIGURE A.8 – (a) Impulsion en bande étroite, (b) impulsion en large bande modulée entre les fréquences  $f_1$  et  $f_2$



### A.7.1 Émission "bande étroite"

Un signal bande étroite n'est pas complètement mono-fréquentielle, le signal de durée finie a une bande de fréquence de largeur  $B = 1/\tau$  autour de la fréquence nominale, avec  $\tau$  la durée d'impulsion.

Le bruit est généralement constant en fonction de la fréquence, plus la bande de fréquence est large plus le SNR est mauvais. Ainsi, en CW, une grande durée d'impulsion  $\tau$  améliore le SNR (et donc la portée). Néanmoins une grande durée d'impulsion  $\tau$  implique un plus grand volume d'échantillonnage (voir l'équation 1.6) et donc une résolution spatiale plus grossière.

### A.7.2 Émission "large bande"

Un signal modulé en fréquence peut l'être de beaucoup de façons différentes. En acoustique halieutique, nous travaillons généralement avec des sondeurs émettant un signal modulé de façon linéaire des basses vers les hautes fréquences.

Sur la bande d'émission, l'énergie peut être transmise de manière quasi uniforme en fonction de la fréquence ("fast ramping"); ou être transmise de manière croissante en fonction de la fréquence jusqu'à la fréquence centrale et décroissante en fonction de la fréquence ensuite ("slow ramping") (figure A.9). Si le "slow ramping" permet une meilleure discrimination entre une cible forte et une cible faible, le "fast ramping" présente un SNR bien meilleur et sera ici préféré.

### Compression d'impulsion

L'énergie transmise par un signal périodique peut être représenté comme une succession de  $B * T$  émission bande étroite indépendante de durée  $1/B$ .

Par un traitement du signal d'auto-corrélation des signaux reçus avec les signaux émis, dit de "compression d'impulsion" on peut remettre en phase les  $B * T$  émissions successives. Ce traitement permet de "compresser" artificiellement l'énergie du signal sur une durée  $1/B$  et augmentant son niveau d'un facteur  $B * T$ . La compression d'impulsion a plusieurs conséquences :

- Elle permet de réduire substantiellement le bruit, augmentant le SNR de  $10 \log(B * T)$ .
- Elle permet un gain de résolution temporelle important<sup>2</sup>, de  $B * T$ . Ce gain de résolution implique une perte de portée en  $S_v$ , le volume échantillonné étant très petit

---

2. La résolution temporelle correspond la durée  $T$ , c'est à dire à quand l'écho d'une cible a été reçu par le sondeur. Une amélioration de cette résolution implique une amélioration de la résolution spatiale sur l'axe vertical, mais pas sur l'axe horizontal

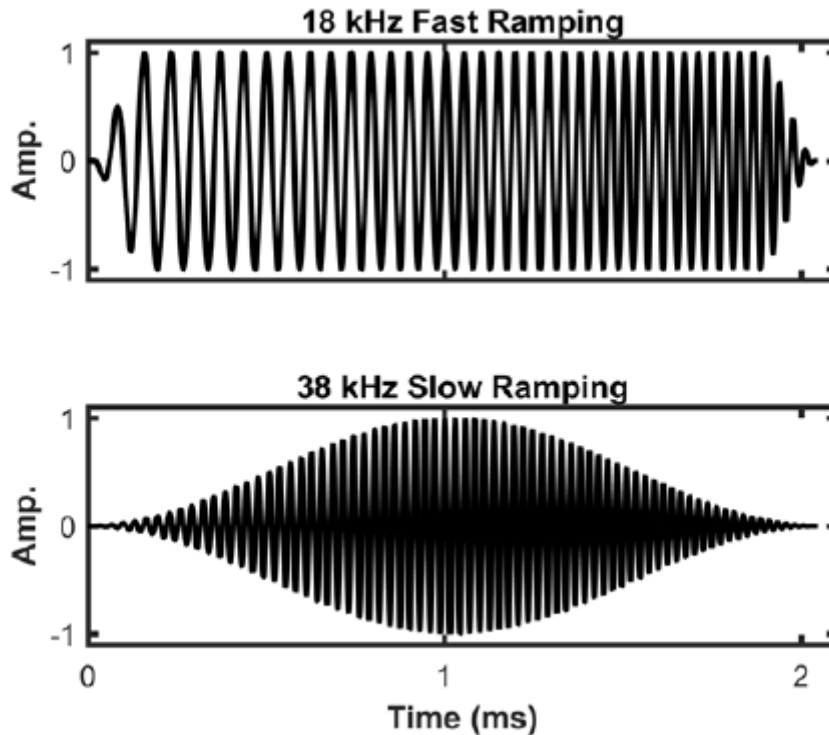


FIGURE A.9 – Impulsion en Fast Ramping (haut) et en Slow Ramping (bas). D'après [Demer et al. \(2017\)](#)

il englobe peu de cibles.

- A haute résolution temporelle, toute l'information fréquentielle est utilisée pour la compression d'impulsion, et celle-ci n'est plus disponible.
- Même si la résolution temporelle est très bonne, les échos "bavent" un peu temporellement (sur T), et un écho fort pourra masquer des échos plus faibles malgré la résolution temporelle.

### Analyse spectrale

Le spectre fréquentiel est obtenu par traitement du signal reçu par une transformation de Fourier rapide (*FFT* pour *Fast Fourier Transform*), que nous ne détaillerons pas ici (voir [Demer et al., 2017](#)).

Les résolutions spectrales et temporelles peuvent être modulées en modifiant la taille de la fenêtre utilisée pour la FFT. Ainsi lorsque celle-ci diminue la résolution temporelle/spatiale augmente (distance entre deux cibles pour qu'elles ne mélangent pas leur spectre), tandis que la résolution fréquentielle se dégrade. Le cas extrême correspondant à la compression d'impulsion, ou toute l'information fréquentielle est utilisée pour obtenir la meilleure résolution spatiale possible.

# Annexe B

## Guides pour des bonnes pratiques d'échantillonnage

De nombreuses études décrivent des plans d'échantillonnage de couches diffusantes, (Wiebe et al., 1997; Mair et al., 2005; Lavery et al., 2007; Peña et al., 2014; Remond, 2015; Korneliussen et al., 2018), proposant un grand nombre de méthodes et de moyens d'échantillonnage. Cependant, aucun plan d'échantillonnage "standardisé" n'existe. Nous présentons ici une synthèse des points qui nous semblent importants pour échantillonner efficacement des couches diffusantes denses.

### B.1 Échantillonnages acoustiques

- Il convient de cibler des couches diffusantes cohérentes spatialement et temporellement, pour éviter que la couche ne change de composition et de réponse acoustique lors de l'échantillonnage.
- Chaque couche diffusante devrait être échantillonnée acoustiquement et biologiquement de jour et de nuit, pour :
  - Profiter des différences de capturabilité
  - Observer la présence ou l'absence de comportements de migrations nyctémérales
  - Observer des changements d'intensité acoustique / de réponse fréquentielle
- L'utilisation des sondeurs large bande est conseillée par rapport à des sondeurs bande étroite, surtout lorsque les couches échantillonnées semblent présenter des comportements de résonance, ou pour prédire les densités aux tailles des organismes par inversion.
- Nous avons montré dans le chapitre 2 que le volume échantillonné par le sondeur de coque n'avait pas d'impact sur la couche que nous avons échantillonnée. Néanmoins, cela n'a été mesuré que pour une couche assez proche de la surface. Pour

des couches plus profondes, il est conseillé d'utiliser des sondeurs installés dans un corps remorqué par le navire, (Wiebe et al., 1997; Lavery et al., 2007) ou montés sur bathysondes (Kloser et al., 2016) pour approcher le sondeur des cibles et gagner en résolution spatiale ainsi qu'en SNR (voir paragraphe A.4 de l'annexe A).

## B.2 Échantillonnages biologiques

- Il convient d'échantillonner les couches diffusantes à l'aide de plusieurs filets avec des maillages et des ouvertures variées, dans l'objectif d'échantillonner toutes les tailles de réflecteurs possiblement présents dans la couche. Ces filets doivent au minimum comporter un filet à micronecton capable d'échantillonner des petits poissons (MIK, MOHT...) et un filet à mailles fines (200 à 350  $\mu m$ ) capable d'échantillonner le mésozooplancton.
- L'usage de filets ouvrants-fermants, si possible à plusieurs nappes [(Sameoto, 1983; Wiebe et al., 1985), est conseillé, pour éviter des contaminations lors de la remontée et de la descente du filet, mais aussi pour pouvoir échantillonner la colonne d'eau de façon régulière et exhaustive, limitant ainsi le biais induit par l'hétérogénéité verticale de la réponse fréquentielle des couches diffusantes.

## B.3 Outils optiques/d'imageries

- L'usage de caméras, ou d'autres outils optiques *in situ* est indispensable pour visualiser les organismes gélatineux fragiles, comme les siphonophores.
- Le traitement des échantillons de plancton par imagerie *ex-situ* (par exemple au moyen de ZooCAM (Colas et al., 2018) ou de ZooScan (Gorsky et al., 2010)) est conseillé. Ces outils, en plus d'accélérer le temps de traitement, fournissent des mesures de taille et de volumes indispensables pour estimer leurs réponses acoustiques. Ils permettent en outre un meilleur échantillonnage des organismes fragiles et transparents, qui pourraient passer inaperçus lors un traitement manuel.

## **Annexe C**

### **Matériels supplémentaires du chapitre 3**

## C.1 Noise spectrum

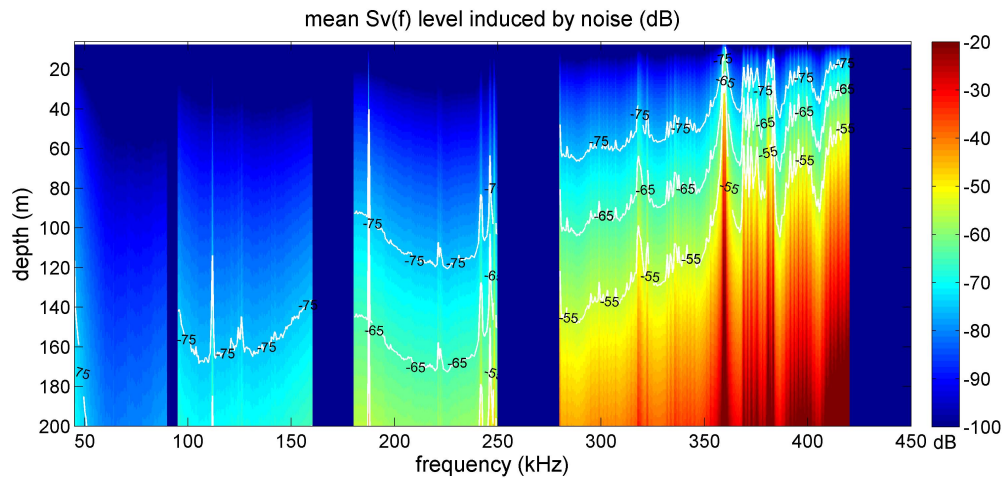


FIGURE C.1 – Noise measurements (volume backscattering in decibel, color key) performed with the echosounders in passive mode during the PELGAS2017 survey. x-axis : acoustic frequency (kHz), y-axis : range from transducer (m).

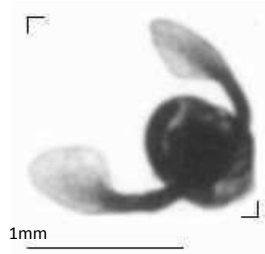
## C.2 Description of used mesozooplankton and micronekton nets

TABLEAU C.1 – Depth and time of the net tows. Each gear was associated with a station number. The multinet open each of its nets at a specified depth, presented in net depth interval. Only the multinet nets sampling in a sampled layer are presented in this table.

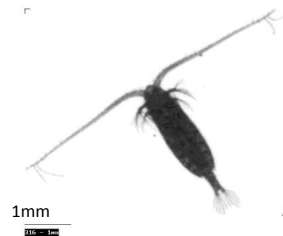
Station number	Net type	Net depth interval (m) (multinet)	sampled layer	Max depth (m)	Mean depth (m)	Tow duration (min)	UTC times
U0337	MIK		surface layer	12.1	9.5	23	11:55 27/05/2016
U0339	MIK		deep layer	97	64	31	13:32 27/05/2016
U0341	Multinet	90-80	deep layer	90	85.3	6	15:00 27/05/2016
U0341	Multinet	30-10	surface layer	30	20.1	3	15:00 27/05/2016
U0352	MIK		deep layer	95	64	28:30	15:04 28/05/2016
U0353	MIK		surface layer	12	9	14	15:48 28/05/2016
U0354	Multinet	100-80	deep layer	100	93	10:30	16:31 28/05/2016
U0354	Multinet	30-10	surface layer	30	22.7	13:30	16:31 28/05/2016

### C.3 Images of main scatterers

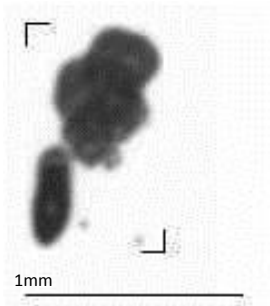
(a) *Limacina retroversa*



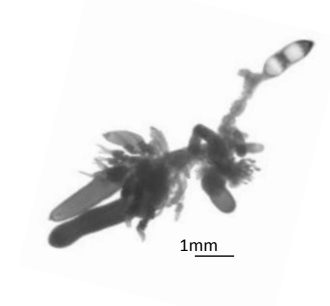
(b) Copepod



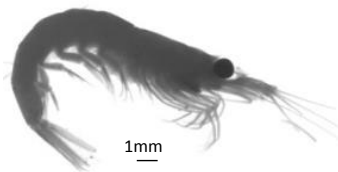
(c) Siphonophore pneumatophore < 0.3mm



(d) Siphonophore pneumatophore > 0.3mm



(e) Euphausiid



(f) *Crystallogobius linearis*



(g) *Argentina sphyraea*



(h) *Carapus acus*

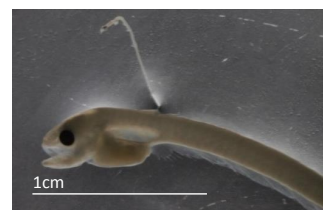


FIGURE C.2 – Images of main scatterers in the samples taken with (a), (b) and (c) : zooCAM; (d) and (e) : Zooscan; (f), (g) and (h) : binocular microscope.



## C.4 Hydrological context

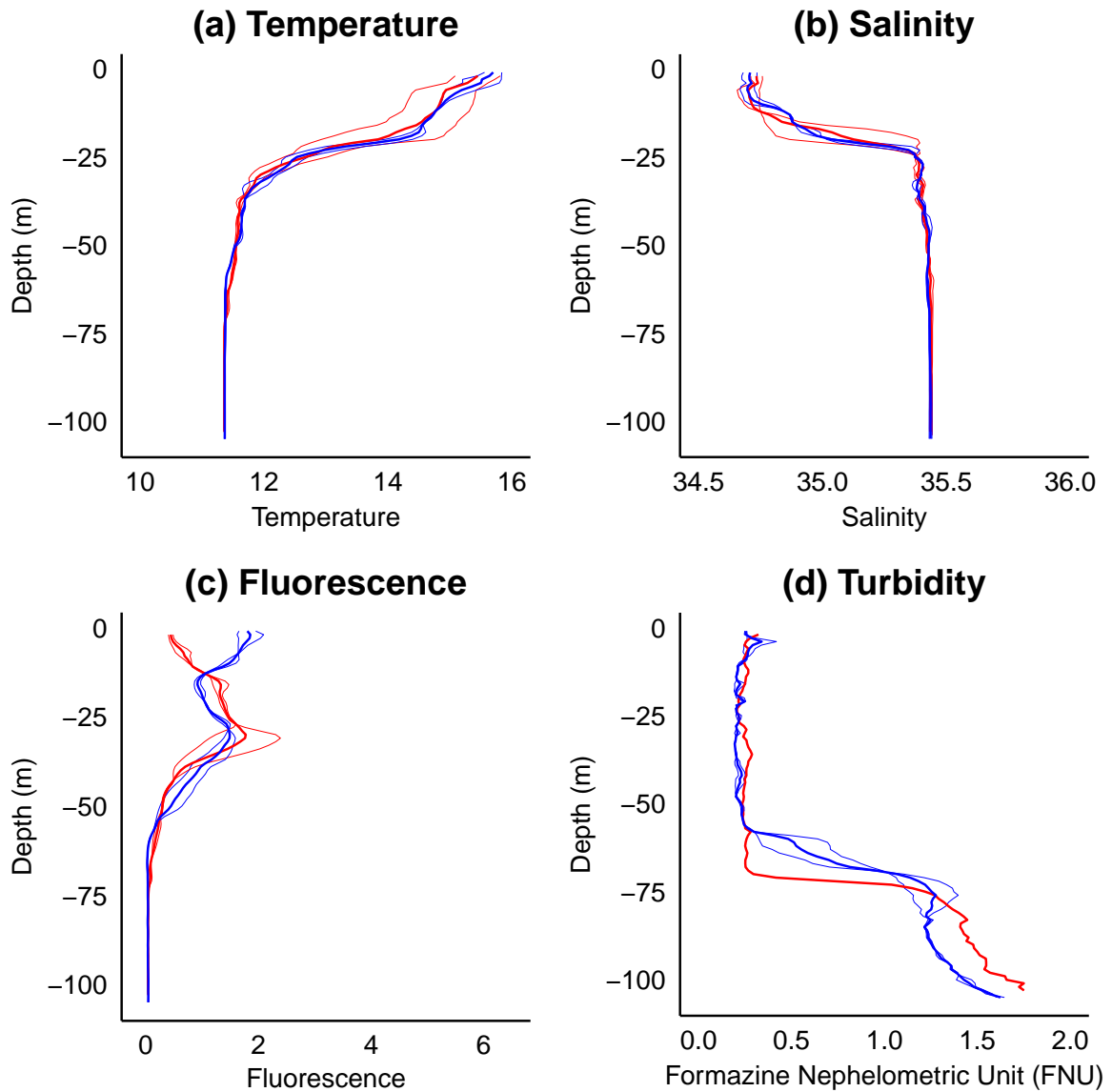


FIGURE C.3 – Temperature (a), salinity (b), fluorescence (c) and turbidity (d) profiles. Each dashed line represent one profile, the solid lines represent the mean profile for daytime (red) and night time (blue).

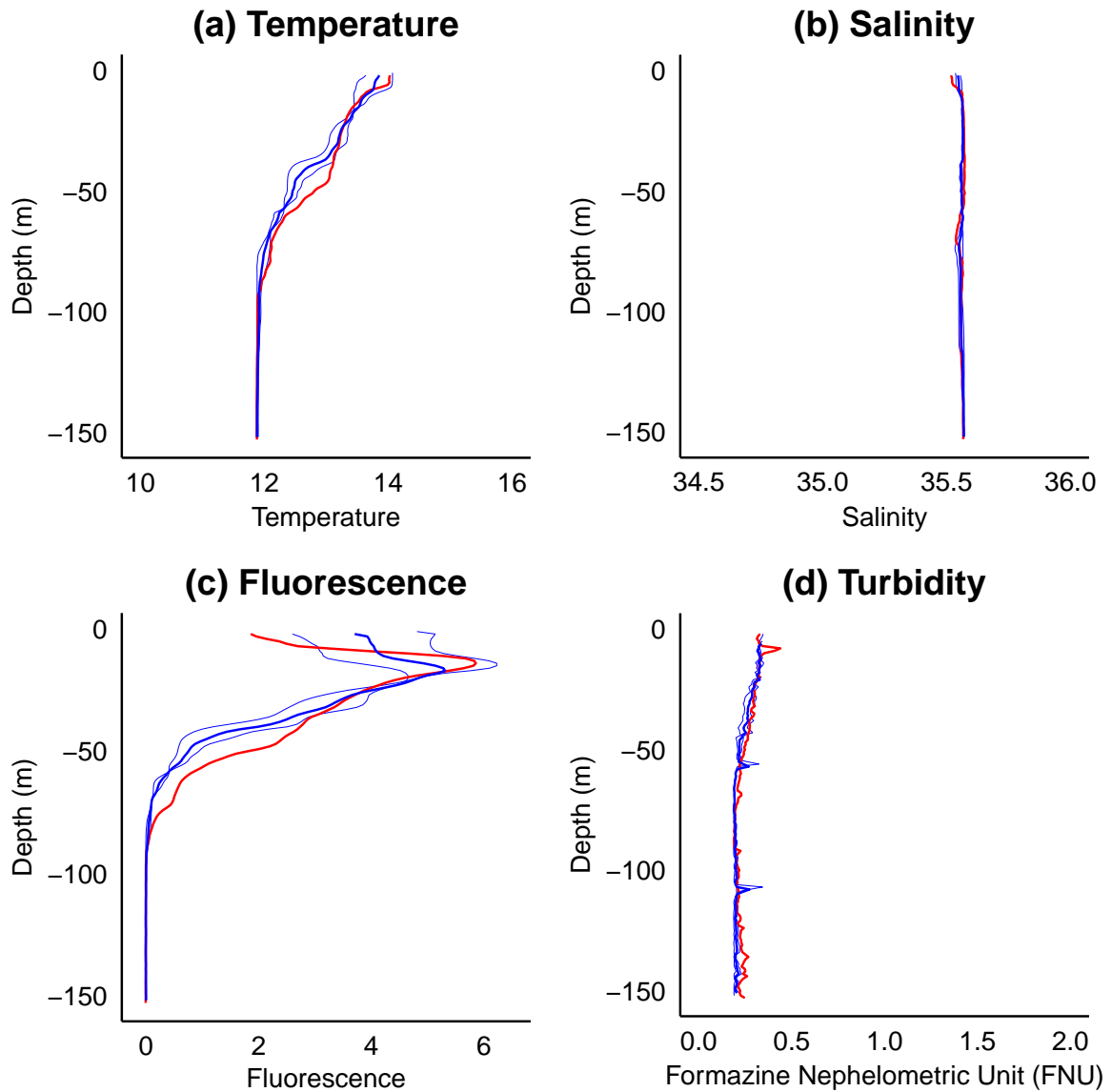
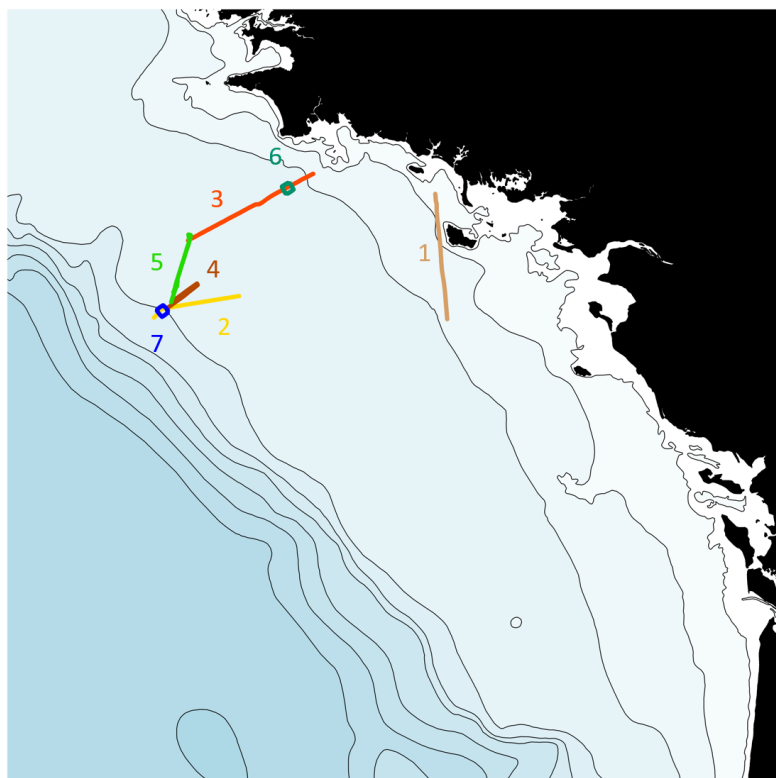


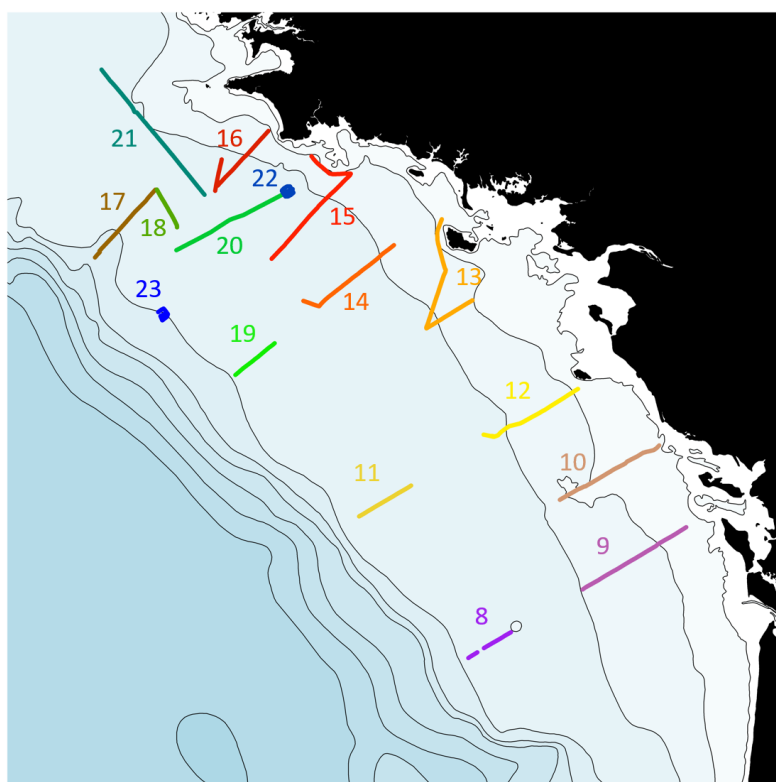
FIGURE C.4 – Temperature (a), salinity (b), fluorescence (c) and turbidity (d) profiles. Each dashed line represent one profile, the solid lines represent the mean profile for daytime (red) and night time (blue).

## **Annexe D**

### **Matériels supplémentaires du chapitre 4**



(a)



(b)

FIGURE D.1 – Position des différents parcours (voir Figure 4.6 à 4.11), de jour (a) et de nuit (b).

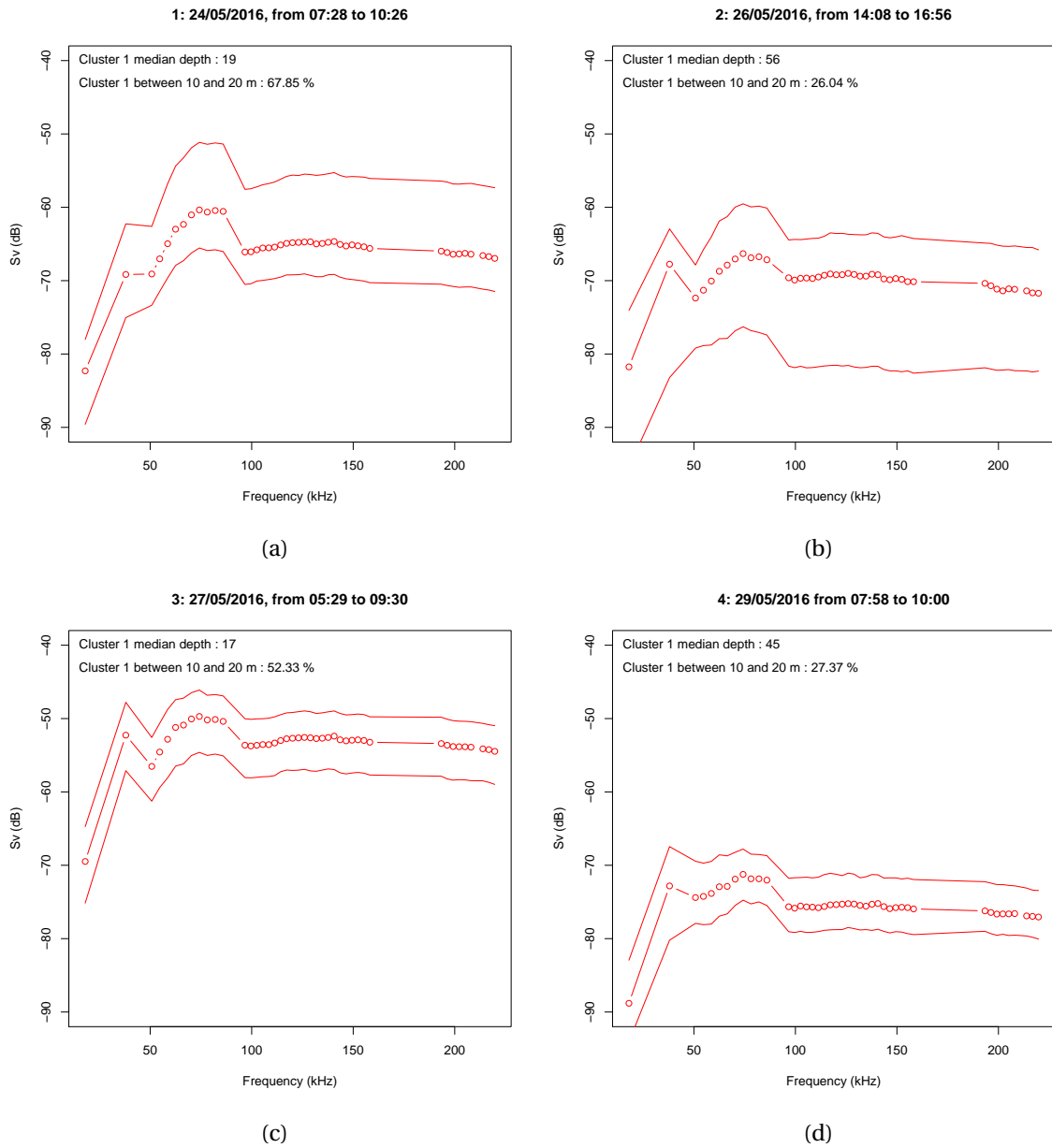


FIGURE D.2 – Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de jour, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours.

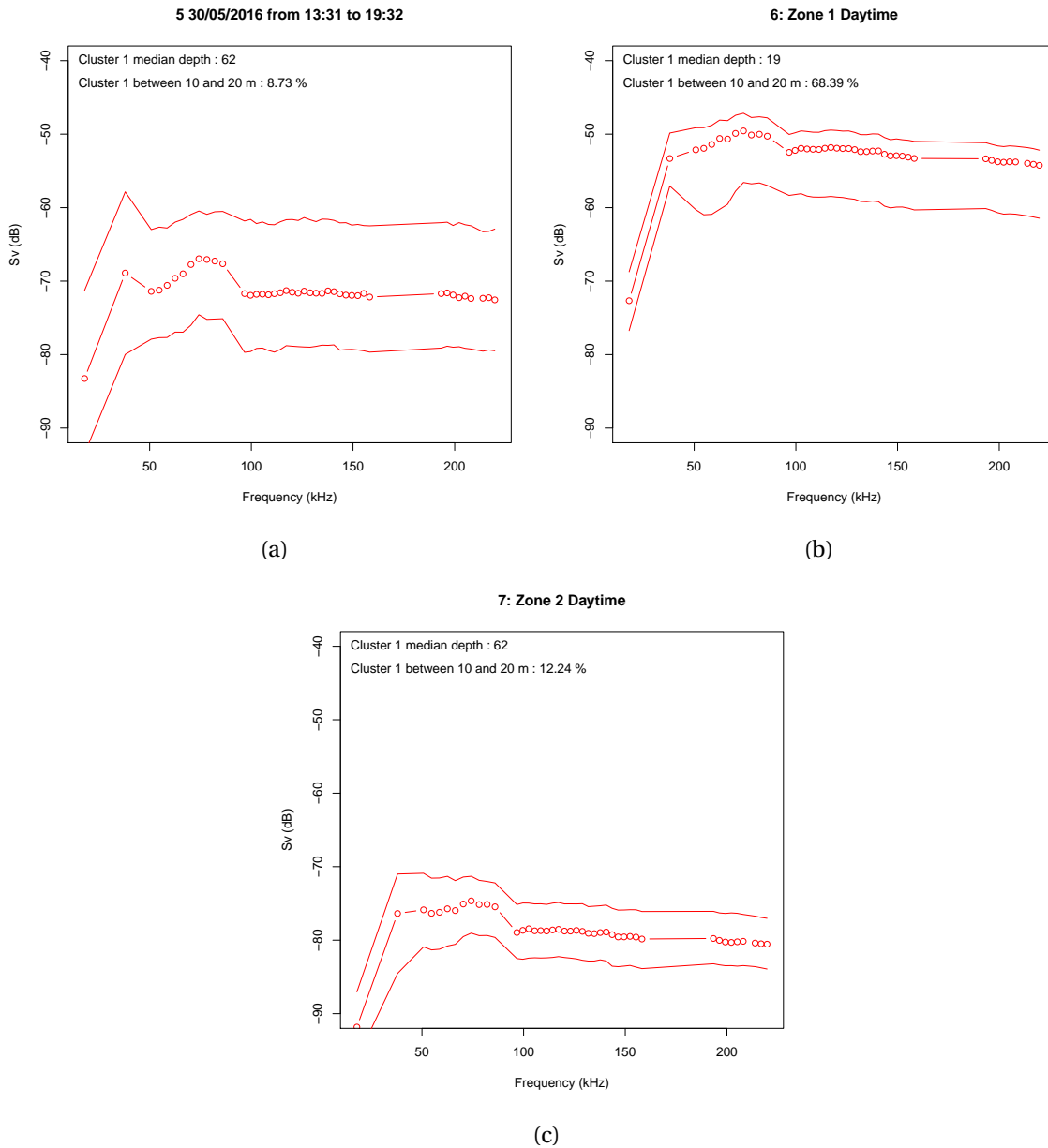


FIGURE D.3 – Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de jour, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours.

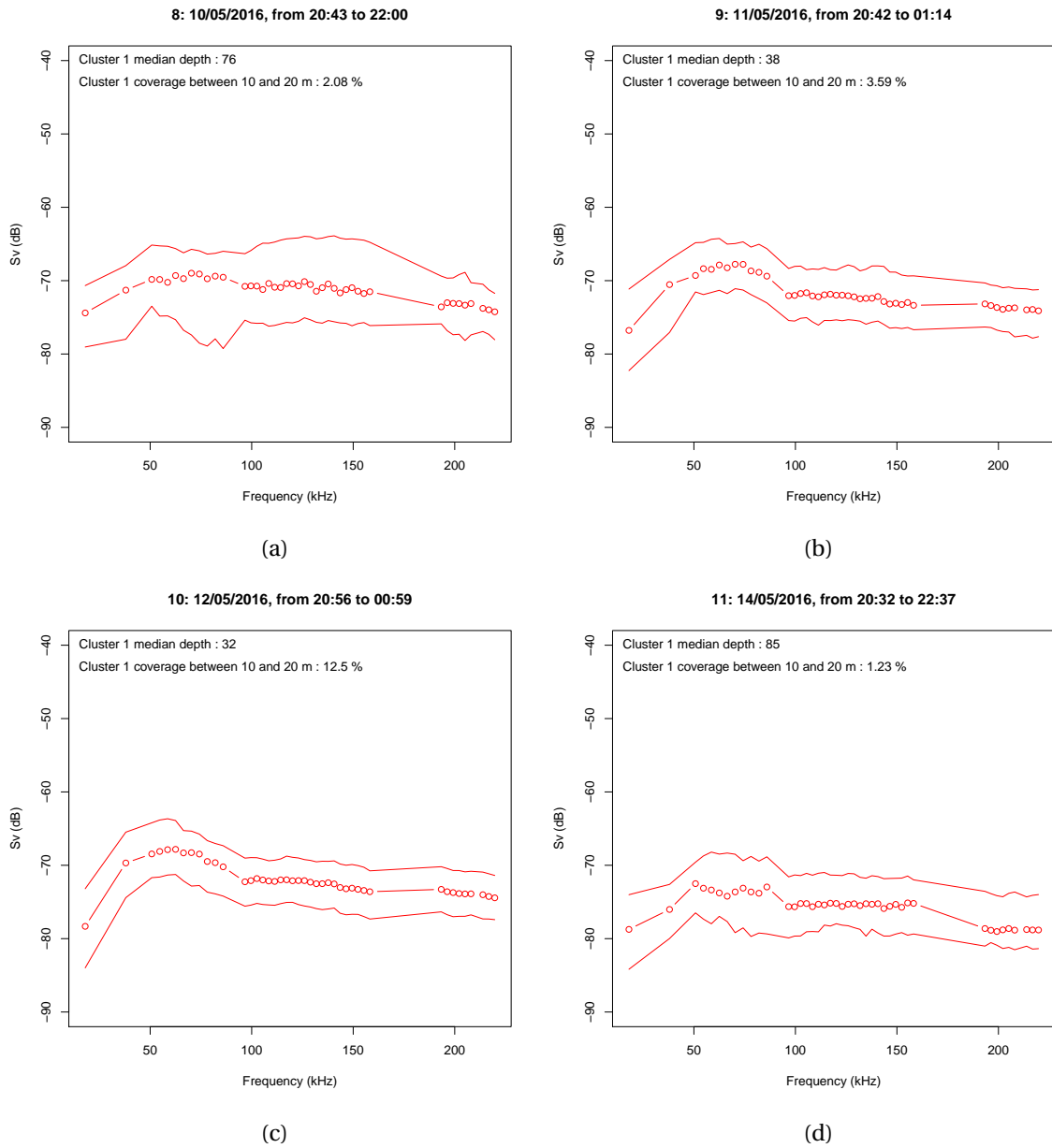


FIGURE D.4 – Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de nuit, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours.

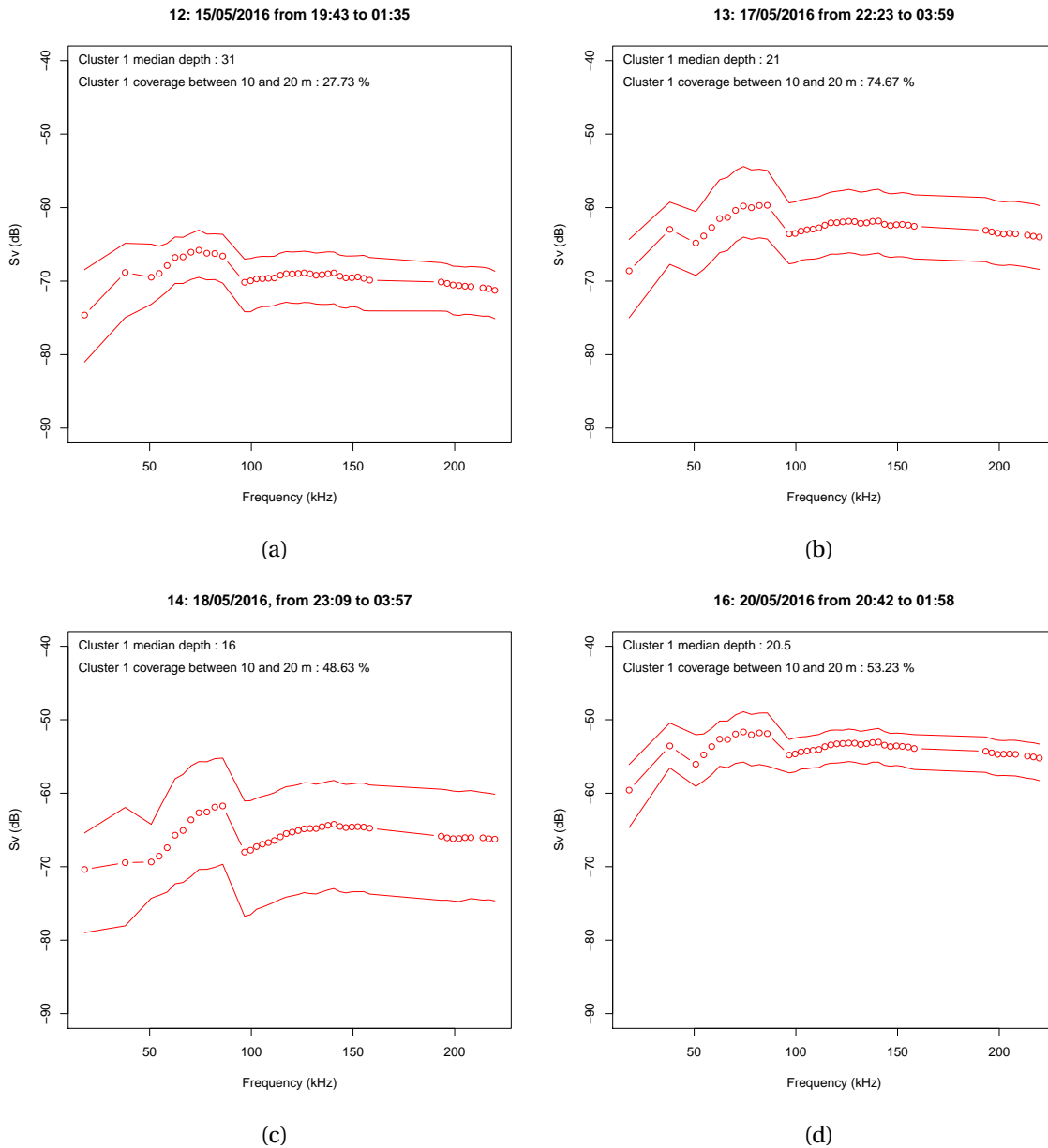


FIGURE D.5 – Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de nuit, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours.



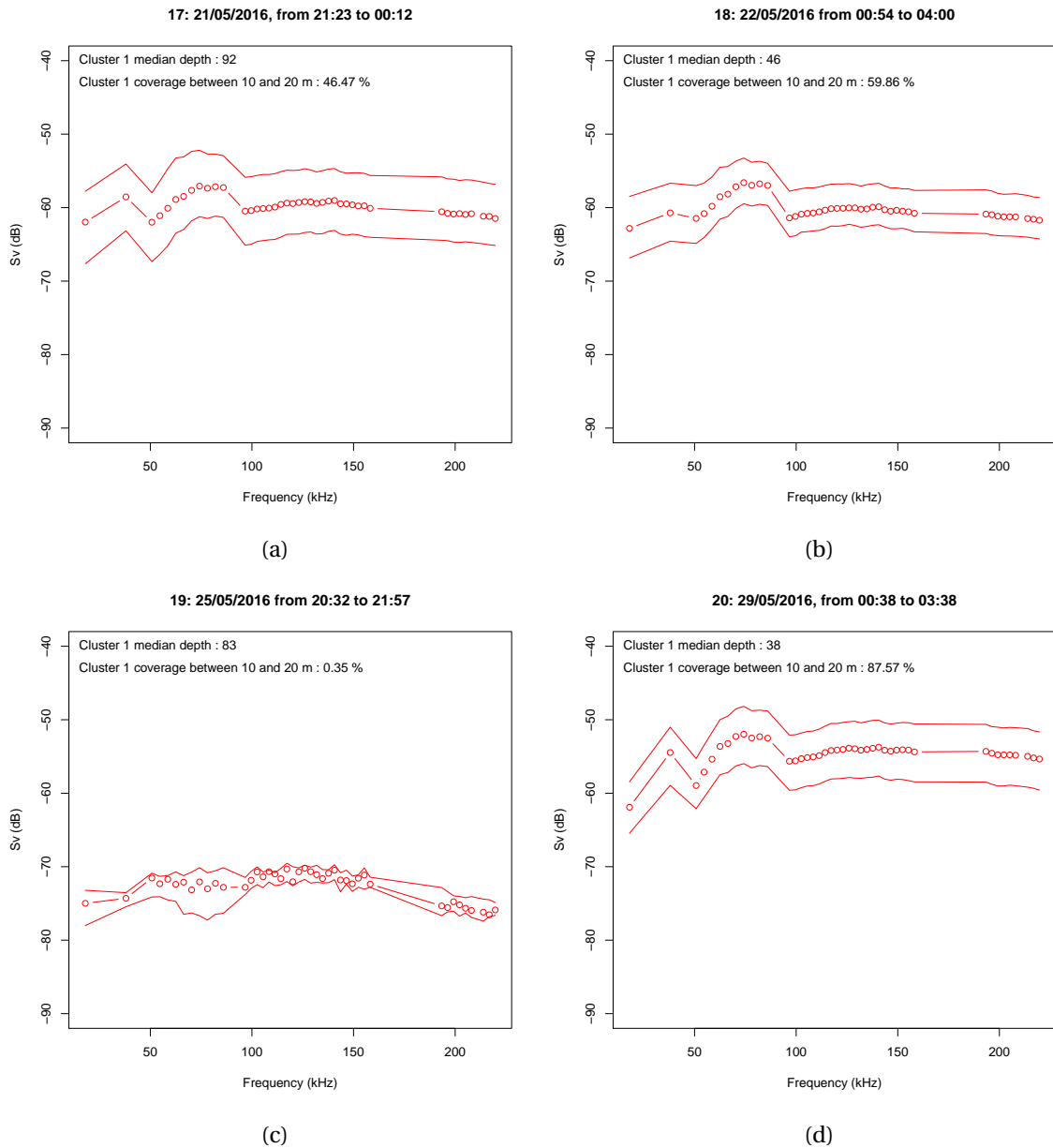


FIGURE D.6 – Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de nuit, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours.

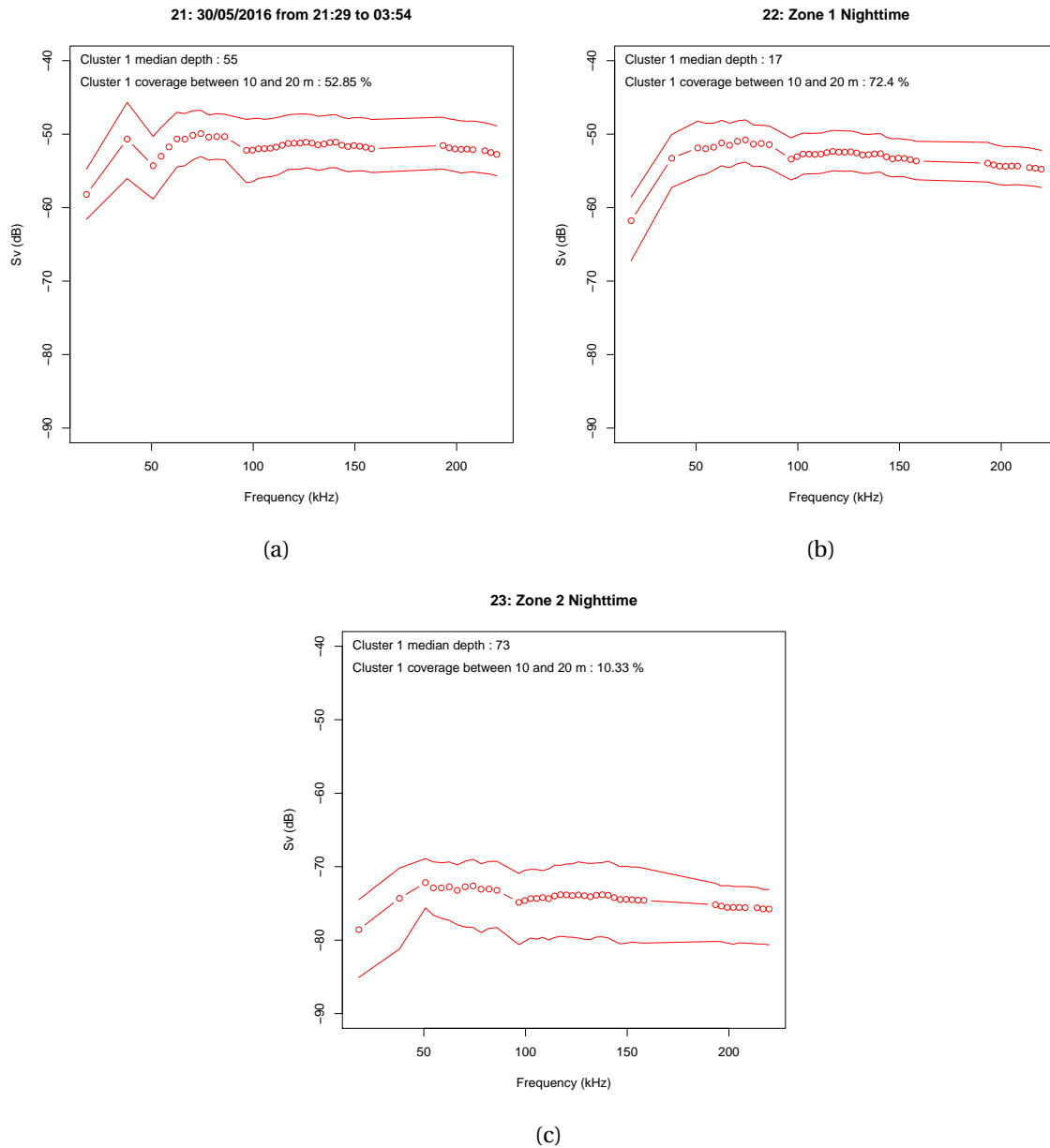


FIGURE D.7 – Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de nuit, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours.

# Liste des figures

1.1	Échogramme à 70kHz représentant la colonne d'eau, chaque pixel de l'image correspondant à un échantillon acoustique. Le fond est représenté par la ligne rouge sombre en bas de la Figure. Une couche diffusante est présente dans le haut de la Figure, des bancs de poissons, de densité variable (allant de bleu à rouge) sont observables dans la colonne d'eau. (PELGAS 2017) . . . . .	7
1.2	Retro-diffusion d'une petite cible par rapport à la longueur d'onde, l'écho se propage dans toutes les directions autour de la cible, d'après <b>Simmonds and MacLennan (2005)</b> . . . . .	8
1.3	Rétro-diffusion d'une grande cible par rapport à longueur d'onde, l'écho correspond à la réflexion de l'onde incidente par la surface de la cible, d'après <b>Simmonds and MacLennan (2005)</b> . . . . .	9
1.4	"Target Strength" (TS) d'une bulle d'air de 0.6 mm de diamètre à pression ambiante en fonction de l'indice $ka$ , avec $a$ le rayon d'une sphère d'un volume équivalent à celui de la cible et $k$ le nombre d'onde : $k = 2\pi * f/c$ , d'après le modèle de bulle gazeuse décrit par <b>Kloser et al. (2002)</b> . . . . .	9
1.5	Réponse acoustique théorique des grandes catégories de réflecteurs en fonction de la fréquence. Les poissons et les siphonophores porteurs de pneumatophore (inclusion gazeuse d'un siphonophore physonecte) sont des réflecteurs "Gas Bearing", les ptéropodes en réflecteurs "Elastic Shell" et les calamars, copépodes, méduses, euphausiacés et nectophores des siphonophores ("siphonophore bract", organites de propulsion des siphonophores physonectes) sont des réflecteurs "Fluid Like", d'après <b>Lavery et al. (2007)</b> . . . . .	11
1.6	Exemple d'organismes <i>Fluid Like</i> (FL) : (a) copépode (Zooscan, PELGAS 2016), (b) Euphausiacée (Zooscan, PELGAS 2016), (c) siphonophore calycophore (ZooCAM, PELGAS 2016), (d) juvénile de lançon ( <b>Munk and Nielsen, 2005</b> ) . . . . .	13
1.7	Exemples d'organismes <i>Elastic Shell</i> (ES) : gastéropodes thécosomes ((a) Zooscan, (b) loupe binoculaire, PELGAS 2016) . . . . .	15

1.8	Exemple d'organismes <i>Gas Bearing</i> (FL) : (a) partie supérieure de siphonophore physonecte (Zooscan, PELGAS 2016), (b) poisson mésopélagique ( <i>Maurolicus muelleri</i> , loupe binoculaire, PELGAS 2016) . . . . .	17
1.9	Structure en taille des communautés planctoniques et nectoniques, d'après Sieburth et al. (1978) . . . . .	22
1.10	Plan d'échantillonnage de la campagne PELGAS. Ligne pleine : radiale échantillonnée à 10 nœuds, points rouges : stations fixes hydrobiologiques, lignes grises légères : isobathes 100, 200, 300, 400, 500 m, d'après Doray et al. (2018) . . . . .	29
2.1	Figure (a) : Répartition de la densité acoustique (NASC, <i>Nautical Area Scattering Coefficient</i> , indice de réflexion surfacique, voir paragraphe A.3.3 de l'annexe) attribuée aux couches diffusantes de surface par échantillonnage sur le réseau PELGAS, ainsi que position des échantillonnages de micronecton/macroplancton. Carré orange de la Figure (a), et Figure (b) : position des différentes plongées de l'EROC dans la zone d'étude, ainsi que positions des échantillonnages de micronecton/macrozooplancton et de la station hydro-biologique. . . . .	38
2.2	EROC ("Engin Remorqué Observateur de Chalut") sur le pont arrière de la Thalassa . . . . .	39
2.3	Profondeur d'immersion de l'EROC en fonction du temps . . . . .	39
2.4	Variation du gain du transducteur (en décibel) et de la correction de $S_a$ (indice de réflexion surfacique, en $m^2 \cdot m^{-2}$ ) du sondeur de l'EROC avec la profondeur, pour une durée d'impulsion de 128 $\mu s$ . . . . .	40
2.5	Echogrammes à 18, 38, 70, 120, 200 et 333 kHz de la zone d'étude. . . . .	45
2.6	Panneau du haut : échogramme moyen (moyenne en échelle naturelle de toute les fréquences) combinant la réponse acoustique de toutes les fréquences des sondeurs de coque de la Thalassa et représentant les 3 séquences d'échantillonnages. Panneau du bas : appartenance des cellules d'écho-intégration aux groupes définis par l'ACM-KM. . . . .	46
2.7	Réponse fréquentielle médiane et quantiles 25% et 75% de chaque groupe de l'ACM-KM . . . . .	46
2.8	Séquence 1, comparaison des densités acoustiques mesurées par les sondeurs 70kHz de Thalassa et de l'EROC. En haut à gauche : échogramme du sondeur échogramme du sondeur de coque pour la séquence 1, en bleu : borne supérieure et inférieure de la zone échantillonnée par le sondeur de l'EROC. En haut à droite : densités acoustiques mesurées par le sondeur de coque entre les bornes échantillonnées par l'EROC. En bas à gauche : densités acoustiques mesurées par l'EROC. En bas à droite : différence entre les densités acoustiques mesurées par l'EROC et Thalassa. . . . .	47

2.9	Séquence 2, comparaison des densités acoustiques mesurées par les sondeurs 70kHz de Thalassa et de l'EROC. En haut à gauche : échogramme du sondeur échogramme du sondeur de coque pour la séquence 2, en bleu : borne supérieure et inférieure de la zone échantillonnée par le sondeur de l'EROC. En haut à droite : densités acoustiques mesurées par le sondeur de coque entre les bornes échantillonnées par l'EROC. En bas à gauche : densités acoustiques mesurées par l'EROC. En bas à droite : différence entre les densités acoustiques mesurées par l'EROC et Thalassa. . . . .	48
2.10	Séquence 3, comparaison des densités acoustiques mesurées par les sondeurs 70kHz de Thalassa et de l'EROC. En haut à gauche : échogramme du sondeur échogramme du sondeur de coque pour la séquence 3, en bleu : borne supérieure et inférieure de la zone échantillonnée par le sondeur de l'EROC. En haut à droite : densités acoustiques mesurées par le sondeur de coque entre les bornes échantillonnées par l'EROC. En bas à gauche : densités acoustiques mesurées par l'EROC. En bas à droite : différence entre les densités acoustiques mesurées par l'EROC et Thalassa. . . . .	49
2.11	Histogrammes des intensités acoustiques ( $S_v$ ) mesurées par le sondeur de coque (Hull) et le sondeur de l'EROC, Figure (a) et (b) pour la séquence 1, (c) et (d) pour la séquence 2 et (e) et (f) pour la séquence séquence 3 . . . . .	51
2.12	Histogrammes des indices de cibles (TS) mesurés pour la séquence 2 (a) (64 détections) et séquence 3 (b) (147 détections) . . . . .	52
3.1	Study area in the north-western Bay of Biscay . . . . .	63
3.2	Pulse compressed $S_v$ echograms recorded during net tows. The vertical black line separate data collected on May, 27 <sup>th</sup> and 28 <sup>th</sup> . Blue and red horizontal lines represent the boundaries sampled surface and deep layers, respectively. . . . .	64
3.3	EM clustering results for (a) the surface layer and (b) the deep layer. Upper panels : echo-integration cells belongings to cluster; left of black line : data collected on May, 27 <sup>th</sup> , right of black line : data collected on May, 28 <sup>th</sup> . Middle panel : net trajectories (black lines) throughout clusters. Lower panel : measured volume backscattering strength at frequency $f$ ( $S_v(f)$ ) for the layer and each clusters median $S_v(f)$ . . . . .	76

3.4	Forward approach results : modeled frequency spectra are represented in the left column (figure (a) for surface layer, (c) for deep layer). Coloured areas : confidence intervals between 5 <sup>th</sup> and 95 <sup>th</sup> percentiles of uncertainty analysis. Measured Sv(f) (red or blue lines) and predicted Sv(f) (black line) frequency spectra are represented in the right column, (figures (b) for surface layer,(d) for deep layer). Coloured areas around measured Sv(f) : confidence intervals between 25 <sup>th</sup> and 75 <sup>th</sup> percentiles. Sv level at 18, 38, 70, 120, 200 and 333 kHz and their 25 <sup>th</sup> to 75 <sup>th</sup> percentiles confidence intervals are represented by the crosses on the spectrum. . . . .	77
3.5	Position des deux zones d'échantillonnages dans le golfe de Gascogne . . .	93
3.6	Echogrammes Sv bande étroite (18-38 kHz) et large bande après compression d'impulsion (autres fréquences) enregistrés pendant les échantillonnages biologiques de nuit dans la zone 1. La ligne verticale noire sépare les données collectées le 27 et 28 mai. Les lignes horizontales bleu foncé représentent les limites de la couche de surface de nuit. . . . .	93
3.7	Echogrammes Sv bande étroite (18-38 kHz) et large bande après compression d'impulsion (autres fréquences) enregistrés pendant les échantillonnages biologiques de jour (a) et de nuit (b) dans la zone 2. Les lignes horizontales bleu claire, rouge et bleu foncé représentent les limites des couches de surface de jour, de fond de jour et de surface de nuit, respectivement. . .	94
3.8	Résultats de la segmentation Expectation Maximisation (EM) pour la couche de surface de nuit de la zone 1. Panneau du haut : répartition des cellules d'écho-intégration entre les groupes; la ligne noire sépare les données collectées le 27 mai (à gauche) des données collectées le 28 (à droite). Panneau du milieu : trajectoires des filets (ligne noire) au travers des différents groupes. Panneau du bas : comparaison de la réponse acoustique ( $S_v(f)$ ) mesurée pour cette couche avec le $S_v(f)$ médian de chaque groupe. . . . .	99
3.9	Résultats de la segmentation Expectation Maximisation (EM) pour la couche de surface de jour de la zone 2. Panneau du haut : répartition des cellules d'écho-intégration entre les groupes. Panneau du milieu : trajectoires des filets (ligne noire) au travers des différents groupes. Panneau du bas : comparaison de la réponse acoustique ( $S_v(f)$ ) mesurée pour cette couche avec le $S_v(f)$ médian de chaque groupe. . . . .	100
3.10	Résultats de la segmentation Expectation Maximisation (EM) pour la couche de fond de jour de la zone 2. Panneau du haut : répartition des cellules d'écho-intégration entre les groupes. Panneau du milieu : trajectoires des filets (ligne noire) au travers des différents groupes. Panneau du bas : comparaison de la réponse acoustique ( $S_v(f)$ ) mesurée pour cette couche avec le $S_v(f)$ médian de chaque groupe. . . . .	101

3.11	Résultats de la segmentation Expectation Maximisation (EM) pour la couche de surface de nuit de la zone 2. Panneau du haut : répartition des cellules d'écho-intégration entre les groupes. Panneau du milieu : trajectoires des filets (ligne noire) au travers des différents groupes. Panneau du bas : comparaison de la réponse acoustique ( $S_v(f)$ ) mesurée pour cette couche avec le $S_v(f)$ médian de chaque groupe. . . . .	102
3.12	Résultats de l'approche directe pour la couche de surface de nuit de la zone 1 : la réponse acoustique modélisée des différents types d'organismes capturés est présentée sur la figure (a). Zone colorée autour des $S_v(f)$ modélisés : intervalle de confiance entre les percentiles 5% et 95% de l'analyse d'incertitude. La comparaison réponse acoustique mesurée (ligne bleue foncé) et prédite (ligne noire) est présentée sur la figure (b). Zones colorées autour du $S_v(f)$ mesuré : intervalle de confiance entre les percentiles 25% et 75%. . .	104
3.13	Résultats de l'approche directe pour la couche de surface de jour de la zone 2 : la réponse acoustique modélisée des différents types d'organismes capturés est présentée sur la figure (a). Zone colorée autour des $S_v(f)$ modélisés : intervalle de confiance entre les percentiles 5% et 95% de l'analyse d'incertitude. La comparaison réponse acoustique mesurée (ligne bleue clair) et prédite (ligne noire) est présentée sur la figure (b). Zones colorées autour du $S_v(f)$ mesuré : intervalle de confiance entre les percentiles 25% et 75%. . .	105
3.14	Résultats de l'approche directe pour la couche de fond de jour de la zone 2 : la réponse acoustique modélisée des différents types d'organismes capturés est présentée sur la figure (a). Zone colorée autour des $S_v(f)$ modélisés : intervalle de confiance entre les percentiles 5% et 95% de l'analyse d'incertitude. La comparaison réponse acoustique mesurée (ligne rouge) et prédite (ligne noire) est présentée sur la figure (b). Zones colorées autour du $S_v(f)$ mesuré : intervalle de confiance entre les percentiles 25% et 75%. . . . .	106
3.15	Résultats de l'approche directe pour la couche de surface de nuit de la zone 2 : la réponse acoustique modélisée des différents types d'organismes capturés est présentée sur la figure (a). Zone colorée autour des $S_v(f)$ modélisés : intervalle de confiance entre les percentiles 5% et 95% de l'analyse d'incertitude. La comparaison réponse acoustique mesurée (ligne bleu foncé) et prédite (ligne noire) est présentée sur la figure (b). Zones colorées autour du $S_v(f)$ mesuré : intervalle de confiance entre les percentiles 25% et 75%. . .	107
4.1	Echogrammes bande étroite (18-38 kHz) et large bande après compression d'impulsion (autres bandes de fréquences) enregistrés pendant les échantillonnages biologiques de jour (a) et de nuit (b) dans la zone 1. La ligne verticale noire sépare les données collectées le 27 et 28 mai. . . . .	117

4.2	Répartition des données large bande ("Frequency Modulation", FM) utilisées dans ce chapitre, ainsi que position des zones d'échantillonnages détaillé dans le chapitre 3. Points bleus : données collectées de nuit, points rouges : données collectées de jour. . . . .	118
4.3	Résultats de la segmentation non supervisée des échogrammes de la zone 1 de jour : (a) appartenance des cellules d'écho-intégration aux groupes (clusters). La ligne noire sépare les données collectées le 27 mai (à gauche) des données collectées le 28 (à droite), (b) réponse fréquentielle médiane des différents groupes. . . . .	123
4.4	Résultats de la segmentation non supervisée des échogrammes de la zone 1 de nuit : (a) appartenance des cellules d'écho-intégration aux groupes (clusters). La ligne noire sépare les données collectées le 27 mai (à gauche) des données collectées le 28 (à droite), (b) réponse fréquentielle médiane des différents groupes. . . . .	124
4.5	Comparaison de la réponse acoustique médiane des groupes 1 du jeu de donnée de jour (cercles et lignes rouges) et de nuit (cercles et lignes bleus) et de leurs percentiles 10% et 90% respectifs (lignes rouges et bleues pour les données de jour et de nuit, respectivement). . . . .	125
4.6	Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de jour aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.3). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores". . . .	128
4.7	Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de jour aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.3). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores". . . .	129
4.8	Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de nuit aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.4). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores". . . .	130
4.9	Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de nuit aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.4). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores". . . .	131
4.10	Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de nuit aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.4). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores". . . .	132



4.11	Prédiction par analyse discriminante quadratique de la probabilité d'appartenance de chaque cellule d'écho-intégration sur les parcours de nuit aux groupes obtenus par segmentation non supervisée (cf. Figure 4.4). Le groupe rouge correspond à la couche de type "petits siphonophores". . . . .	133
4.12	Profondeur de la couche de mélange (Mixed Layer Depth, MLD), calculée à partir des données des bathysondes du réseau PELGAS 2016, et des positions des parcours acoustiques large bande de jour et de nuit (voir Figure 4.2). . . . .	134
4.13	Répartition de la densité acoustique à 120 kHz (NASC, <i>Nautical Area Scattering Coefficient</i> , indice de réflexion surfacique, voir paragraphe A.3.3 de l'annexe) attribuée à la couche de surface de petits siphonophores, de jour (a) et de nuit (b). Données PELGAS 2016 . . . . .	136
4.14	Prédiction des densités de siphonophore de jour (a) et de nuit (b) entre 10 et 20 m, à partir des données acoustiques collectées lors de la campagne PELGAS 2016. Carré violet : Filet WP2 ayant échantillonné un/des pneumatophores de petits siphonophores. Carré vert : Filet WP2 sans pneumatophores	137
4.15	Densité de ptéropodes échantillonnées en surface à l'aide du dispositif CUFES ("Continuous Underway Fish Egg Sampler", <a href="#">Doray et al., 2018</a> ) sur le réseau PELGAS 2016, d'après ( <a href="#">Dache and Romagnan, 2018</a> ). . . . .	138
A.1	Propagation unidirectionnelle d'une onde acoustique sinusoïdale, schémas d'après <a href="#">Simmonds and MacLennan (2005)</a> . . . . .	178
A.2	Diagramme de directivité du faisceau acoustique d'un sondeur halieutique, d'après <a href="#">Diner and Marchand (1995)</a> . . . . .	180
A.3	Échogramme (PELGAS 2014) à 120kHz représentant la colonne d'eau, chaque pixel de l'image correspondant à un échantillon acoustique. On observe, le fond et la zone aveugle du sondeur, représentés par la ligne rouge sombre respectivement en haut et en bas de la figure. On observe de plus des bancs de poissons, de densités variables (allant de bleu à rouge) dans la colonne d'eau. . . . .	183
A.4	Retro-diffusion d'une petite cible par rapport à $\lambda$ , l'écho se propage dans toutes les directions autour de la cible, d'après <a href="#">Simmonds and MacLennan (2005)</a> . . . . .	185
A.5	Retro-diffusion d'une grande cible par rapport à $\lambda$ . L'écho correspond à la réflexion de l'onde incidente par la surface de la cible, d'après <a href="#">Simmonds and MacLennan (2005)</a> . . . . .	186
A.6	Target Strength (TS) d'une bulles d'air de 0.6 mm de diamètre à pression ambiante en fonction de l'indice $ka$ , avec $a$ le rayon d'une sphère d'un volume équivalent à celui de la cible et $k$ le nombre d'onde : $k = 2\pi * f / c$ d'après le modèle de bulle gazeuse décrit par <a href="#">Kloser et al. (2002)</a> . . . . .	187

A.7	Target Strength (TS) d'une sphère de carbure de tungstène avec 6% de cobalt de 38.1mm de diamètre utilisé classiquement pour la calibration d'échosondeur . . . . .	187
A.8	(a) Impulsion en bande étroite, (b) impulsion en large bande modulée entre les fréquences f1 et f2 . . . . .	188
A.9	Impulsion en Fast Ramping (haut) et en Slow Ramping (bas). D'après <b>Demer et al. (2017)</b> . . . . .	190
C.1	Noise measurements (volume backscattering in decibel, color key) performed with the echosounders in passive mode during the PELGAS2017 survey. x-axis : acoustic frequency (kHz), y-axis : range from transducer (m). . . . .	194
C.2	Images of main scatterers in the samples taken with (a), (b) and (c) : zoo-CAM; (d) and (e) : Zooscan; (f), (g) and (h) : binocular microscope. . . . .	196
C.3	Temperature (a), salinity (b), fluorescence (c) and turbidity (d) profiles. Each dashed line represent one profile, the solid lines represent the mean profile for daytime (red) and night time (blue). . . . .	197
C.4	Temperature (a), salinity (b), fluorescence (c) and turbidity (d) profiles. Each dashed line represent one profile, the solid lines represent the mean profile for daytime (red) and night time (blue). . . . .	198
D.1	Position des différents parcours (voir Figure 4.6 à 4.11), de jour (a) et de nuit (b). . . . .	200
D.2	Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de jour, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours. . . . .	201
D.3	Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de jour, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours. . . . .	202
D.4	Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de nuit, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours. . . . .	203

D.5 Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de nuit, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours. . . . .	204
D.6 Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de nuit, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours. . . . .	205
D.7 Spectre médian des cellules d'écho-intégration attribuées au groupe 1 entre 10 et 20 m (couche de type "petits siphonophores") et ses percentiles 10% et 90%, sur les parcours de nuit, ainsi que profondeur médiane de toutes les cellules, et pourcentage de cellules attribués à ce groupe sur toute les cellule entre 10 et 20 m du parcours. . . . .	206



# Liste des tableaux

2.1	Cadences de tir de l'EROC et des sondeurs de la Thalassa ainsi que leurs éloignements moyen en fonction de la séquence d'échantillonnage . . . . .	37
2.2	Caractéristiques des filets utilisés pour l'échantillonnage biologique . . . . .	41
2.3	Volume échantillonné ( $V_0$ ) par le faisceau acoustique du sondeur 70 kHz de l'EROC et celui de la Thalassa, en fonction de l'éloignement au sondeur de l'EROC lorsque celui-ci est stabilisé à 20m de profondeur. Les volumes sont calculés à partir des résultats d'une écho-intégration de deux pings sur l'axe horizontal et d'un mètre sur l'axe vertical. . . . .	42
2.4	Paramètres d'acquisitions et de suivis ("tracking") de la réponse acoustique de cibles individuelles ( <i>Target Strength</i> , TS). . . . .	43
2.5	Densités et taille moyennes des différents organismes échantillonnés en fonction de la profondeur . . . . .	44
2.6	Variance de la répartition des valeurs de $S_v$ (intensité acoustique), ainsi que leurs intervalles de confiance à 5% et 95%, de l'EROC et du sondeur de coque de la Thalassa en fonction de la séquence d'échantillonnage. . . . .	50
3.1	Echosounders settings . . . . .	65
3.2	Characteristics of the nets used for biological sampling . . . . .	66
3.3	Scattering model parameters used for Fluid-Like organisms . . . . .	68
3.4	Scattering model parameters used for Gas Bearing organisms . . . . .	69
3.5	Statistical distributions for the model parameters used in the uncertainty analysis. $\mu$ : mean, STD : standard deviation, 5% and 95% quantiles of the distribution : Confidence Interval (0.05-0.95) the, $L/2a$ : length/width ratio, $L/a$ length/half-width ratio . . . . .	74
3.6	Composition and length of each layer main scatterers. STD : Standard Deviation . . . . .	75
3.7	Densités et longueurs des principaux réflecteurs, pour chaque zone et profondeur de couche. STD : Deviation Standard . . . . .	97
4.1	Cadence de tir en fonction de la profondeur. Les émissions étant séquentielles, l'intervalle entre deux émissions du même sondeur correspond à six fois cette cadence de tir. . . . .	115

4.2	Matrice de confusion de l'analyse quadratique discriminante (QDA) appliquée au jeu de données d'apprentissage de jour . . . . .	126
4.3	Matrice de confusion de l'analyse quadratique discriminante (QDA) appliquée au jeu de données d'apprentissage de nuit . . . . .	126
C.1	Depth and time of the net tows. Each gear was associated with a station number. The multinet open each of its nets at a specified depth, presented in net depth interval. Only the multinet nets sampling in a sampled layer are presented in this table. . . . .	195







**Titre :** Étude par acoustique large bande de la composition et de la distribution spatiale de couches diffusantes denses dans le golfe de Gascogne

**Mots clés :** [acoustique large bande, couches diffusantes, siphonophores, imagerie du zooplancton, golfe de Gascogne]

**Résumé :** Les compartiments intermédiaires de l'écosystème pélagique (du mésozooplancton au micronekton) transfèrent l'énergie et la matière organique entre les producteurs primaires et un certain nombre d'espèces commerciales (anchois, sardines...). Certains de ces organismes produiraient des « couches diffusantes » (Sound Scattering Layers, SSLs) observés sur une large gamme d'échelles spatio-temporelles et de zones géographiques. Néanmoins, la composition taxonomique des SSLs reste encore en grande partie inconnue. L'objectif de cette thèse était de décrire la composition et la répartition de SSLs denses observées dans le golfe de Gascogne (GdG) au printemps à plusieurs échelles spatiales, en utilisant l'acoustique large bande, des filets et des outils vidéo. Dans le premier chapitre, nous avons montré que la largeur du faisceau d'un échosondeur avait peu d'impact sur les densités acoustiques de SSLs observées au printemps 2014, ce qui suggère que certaines SSLs du golfe de Gascogne pourraient être composées de petits réflecteurs porteurs de bulles de gaz, non identifiés. Dans le second chapitre, nous avons caractérisé par approche directe la composition de certaines SSLs observées au printemps 2016 dans une petite zone du GdG,

en comparant la réponse acoustique large bande mesurée *in situ* aux prédictions de modèles de réflecteurs acoustiques paramétrés à l'aide des données d'échantillonnages biologiques. Nous avons déterminé que les réflecteurs dominant la réponse acoustique aux basses fréquences (18-150 kHz) étaient composés de siphonophores et de poissons mésopélagiques, tous porteurs d'inclusions gazeuses. La réponse acoustique aux plus hautes fréquences était dominée des organismes mésozooplanctoniques, dont de fortes densités de ptéropodes. Dans le troisième chapitre, nous avons appliqué des méthodes de classification non supervisée et une analyse discriminante supervisée pour estimer l'extension spatiale des petits siphonophores porteurs de bulles de gaz, dominant la SSL de surface étudiée dans le deuxième chapitre. Nous avons démontré que les petits siphonophores étaient distribués à méso-échelle (~100 km) dans le nord du golfe de Gascogne au printemps 2016. Ces résultats suggèrent que les siphonophores pourraient être plus abondants et donc présenter une fonction écologique plus importante dans les écosystèmes eutrophes que ce qui avait été suspecté jusque-ici.

**Title :** Broadband acoustic study of the composition and spatial distribution of several Bay of Biscay dense sound scattering layers

**Keywords :** [broadband acoustic, sound scattering layers, siphonophores, zooplankton imagery, Bay of Biscay]

**Abstract:** Intermediate trophic components of pelagic ecosystem (from mesozooplankton to micronekton) funnel energy and organic matters from primary producers to many commercial species (anchovy, sardines...). Some of these organisms are supposed to be important contributors to the ubiquitous Sound Scattering Layers (SSLs) observed over a broad range of spatio-temporal scales and geographical areas. Yet, the SSLs taxonomic composition remains largely unknown. The aim of this PhD was to describe the composition and repartition of dense SSLs observed in the Bay of Biscay (France) in spring at several spatial scales, using broadband acoustics, nets and videos. In the first chapter, we showed that the echo sounder beam widths had few effect on the SSLs backscatter, suggesting those SSLs could be composed of unidentified small gaseous scatterers. In the second chapter we applied a forward approach to characterize the composition of SSLs sampled in spring 2016 at small scale,

by comparing *in situ* frequency responses to predictions of scatterer models parameterized with biological sampling data. We determined that these SSLs were probably composed of gas-bearing siphonophores, who, together with mesopelagic fish, dominated the frequency spectra at low frequencies (18-150 kHz). The acoustic backscatter at higher frequencies was dominated by a mix of mesozooplankton organisms, including high densities of pteropods. In the third chapter we applied unsupervised classification methods and a supervised discriminant analysis to delineate the spatial distribution of a peculiar surface SSL composed of centimetric gas-bearing siphonophores. We showed that those small siphonophores were distributed over a meso-scale area (~100 km) in spring 2016 in the northern Bay of Biscay. Our results suggest that siphonophores might be more abundant, and then might play a larger ecological role in eutrophic ecosystems than suspected so far.